Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa

von

CLARA ZOLLIKOFER.

1. Einleitung.

Die Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit durch Schwerkraft- oder Zentrifugalkraftreize wurde bisher vorwiegend durch Beobachtung in größeren Zeiträumen, meist durch Messung des täglichen Zuwachses, untersucht. So hatte Sachs (1873) an Keimwurzeln eine Verringerung des Mittelwachstums infolge geotropischer Reizung festgestellt, Noll (1888) dagegen an sich aufkrümmenden Hippurissprossen eine beträchtliche Beschleunigung beobachtet. Eine Nachuntersuchung durch Luxburg (1905) ergab eine deutliche Wachstumsbeschleunigung einzig für Gelenksprosse. Den wachstumshemmenden Einfluß der Inversstellung hatten Vöchting (1880), Richter (1894), Hering (1904) u. a. festgestellt. Durch Riss (1914) wurde dann die hemmende Wirkung der Längskomponente der Schwerkraft bei normaler Angriffsrichtung bekannt, während Elfving (1880) und Schwarz (1881) bei Einwirkung verschieden starker Zentrifugalkräfte in der Längsrichtung keine Änderung der Wachstumsschnelligkeit hatten feststellen können, ebensowenig bei Rotation von Wurzeln und Sprossen auf dem Klinostaten. Da Giesenhagen (1901) nach geotropischer Reizung von Charawurzeln bei mikroskopischer Beobachtung gefunden hatte, daß „der Zuwachs bei der Lagenänderung zurückgeht und erst allmählich, nach 3 bis 4 Stunden, seine ursprüngliche

Größe erreicht", forschte Luxburg als erster nach dem Auftreten von kleineren Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit während geotropischer Reizung. Er nahm zu diesem Zweck Zuwachsmessungen in kurzen Intervallen (5 und 10 Minuten) bei stärkerer Vergrößerung vor, vermochte aber keine „beträchtlichere transitorische Störung" im Wachstum nachzuweisen, da der Zuwachs seiner Versuchspflanzen im allgemeinen viel zu wenig konstant war. Auch sind sämtliche Beobachtungen unmittelbar oder kurz nach Beendigung der geotropischen Reizung abgebrochen, die in den meisten Fällen 10 bis 20 Minuten dauerte, sind also an sich zu kurz, um eine sich erst allmählich entwickelnde Änderung in der Wachstumsgeschwindigkeit aufzudecken.

Alle diese Untersuchungen gingen aus von der Annahme, daß das Wachstum sekundär beeinflußt werde von dem durch den Lagereiz erregten Protoplasma. Ein ganz anderer Gesichtspunkt hat sich aufgetan durch die Zusammenhänge, die Blaauw (1914, 1915, 1918) zwischen Lichtreiz und Wachstumsverlauf aufdeckte. Unabhängig von einander hatten Blaauw und Vogt (1915) bei fortlaufender mikroskopischer Messung der Zuwachsgrößen eine fast unmittelbar einsetzende gesetzmäßige Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß allseitig bzw. senkrecht von oben einwirkenden Lichtes festgestellt. Auf das Auftreten einer derartigen Wachstumsreaktion gründete Blaauw seine Theorie des Phototropismus, mit der er sich in scharfen Gegensatz zu der herrschenden Auffassung über das Wesen der Tropismen stellte. Nach bisheriger Anschauung ist es die Ungleichseitigkeit des Reizanlasses, die vom sensiblen Protoplasma perzipiert wird, und als Folgeerscheinung das ungleichseitige Wachstum auslöst, welches zur tropistischen Krümmung führt. Nach Blaauws Auffassung dagegen tritt als primäre Reaktion auf einen Lichtreiz eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit im gereizten Organ auf. Wirkt der Lichtreiz einseitig, so entwickelt sich an den ungleich belichteten Flanken die Wachstumsreaktion ungleich stark, und diese Ver-

schiedenheit führt zur phototropischen Bewegung, die also rein sekundär entsteht. Der einseitige Reiz ist nur als Spezialfall des allseitig einwirkenden zu betrachten. Die phototropische Krümmung stellt sich dar als Spezialfall der durch allseitige Belichtung hervorgerufenen Wachstumsreaktion. Aber auch die Wachstumsreaktion faßt Blaauw nicht als Reizerscheinung im strengen Sinne auf. Sie soll nicht auf eine Erregung des sensiblen Protoplasmas zurückgeführt werden, sondern auf direkte photochemische Einwirkung des Lichtes auf die Wachstumsprozesse. Durch örtlich ungleiche Lichtintensität soll ein örtlich ungleiches Wachstum hervorgerufen werden, das zur Krümmung führt. Das Problem des Phototropismus wird also nicht nur zurückverlegt in die durch den Lichtreiz beeinflußten Wachstumsvorgänge, sondern die Erscheinung des Phototropismus als solche wird zum bloßen Wachstumsvorgang.

Nun hat sich der klassische Reizbegriff, der auf dem Begriff der Auslösung und der Disproportionalität im Energieverhältnis von Reizursache und Reaktion fußte, durch eine Reihe von Arbeiten der letzten Jahre bereits eine gewisse Modifikation gefallen lassen müssen. Die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für den Phototropismus (Blaauw, 1909; Fröschel, 1908, 1909) und den Geotropismus (Maillefer, 1909; Rutten-Pekelharing, 1910) und die Abhängigkeit der phototropischen und geotropischen Reaktion hinsichtlich ihrer Stärke und Geschwindigkeit von der Reizmenge (Arisz, 1915; Lundegårdh, 1918) zeigen zur Genüge, daß bei den Reizerscheinungen, entgegen den früheren Anschauungen, quantitative Beziehungen sogar in ziemlich ausgedehntem Umfang vorliegen. Diesen trägt Blaauws Auffassung weitgehend Rechnung. Neuestens erbringt Sierp (1921)[1] den Nachweis, daß bei der Haferkoleoptile die Wirkung des Lichtes auf das Wachstum eine doppelte ist: es verändert einerseits die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit,

[1] Diese interessante Untersuchung erschien, als meine Arbeit bereits druckfertig war. Da sie eine Reihe wichtiger Berührungspunkte mit meinen Ergebnissen enthält, habe ich noch soweit als möglich darauf Bezug genommen.

anderseits verwandelt es den gleichmäßigen Wachstumsverlauf in einen charakteristisch wellenförmigen. Nur die erstere Wirkung aber will Sierp als „phototropische Lichtwachstumsreaktion" für das Zustandekommen der Krümmung in Anspruch nehmen.

Die ganze Bewertung der Blaauwschen Theorie könnte eine wesentliche Klärung erfahren, wenn es gelänge, sie mutatis mutandis auch auf andere Tropismen zu übertragen, d. h. auch für diese eine Wachstumsreaktion nachzuweisen. Dazu ist im folgenden ein erster Versuch gemacht hinsichtlich des Geotropismus. Es liegt am nächsten, die Frage zuerst für diesen in Angriff zu nehmen. Geotropismus und Phototropismus zeigen eine Anzahl von Analogien im Reaktionsverlauf und in den quantitativen Beziehungen zwischen Reizmenge und Reaktionshöhe und -geschwindigkeit, die auf gewisse gemeinsame Elemente in den beiden Erscheinungsreihen hinweisen.

Ich habe mir deshalb die Frage gestellt, ob wohl nach der Einwirkung von Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizen eine Wachstumsreaktion nachweisbar wird, die sich in Analogie zu Blaauws Deutung der Lichtwachstumsreaktion in kausale Beziehung zu den geotropischen Erscheinungen bringen ließe. Durch genaue Messung der Zuwachsgrößen in kurzen Intervallen suchte ich festzustellen, ob die Wachstumsgeschwindigkeit durch verschiedenartige Massenimpulse in der Weise beeinflußt wird, daß von einer typischen Wachstumsreaktion gesprochen werden kann. Methodisch war der Weg durch das Vorgehen von Blaauw gewiesen. Leider stand mir zu den Untersuchungen nur eine relativ kurze Zeit zur Verfügung. So sind sie weit davon entfernt, irgend welche Vollständigkeit beanspruchen zu können, und tragen in mancher Hinsicht nur orientierenden Charakter. Hoffentlich aber können sie späteren Arbeiten den Weg weisen für die weitere Vertiefung und Vervollständigung der hier gewonnenen Resultate.

2. Material und Versuchsanstellung.

Die Versuche wurden ausschließlich mit Dunkelkeimlingen von Avena sativa ausgeführt. Da an diesem Objekt die Lichtwachstumsreaktion von Vogt und neuerdings von Sierp (1919, 1921) studiert worden ist, so sind hier eine Anzahl von wertvollen Vergleichsdaten vorhanden. Ich benutzte eine reine Linie von Svalöfer Hafer, aus Svalöf bezogen. Die dadurch erreichte Gleichartigkeit des Materials hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit und Reaktionsfähigkeit war trotz sorgfältiger Auslese der kräftigsten Körner aber nicht so groß, wie man erwarten konnte. Die individuelle Variabilität der Versuchspflanzen machte sich trotzdem noch ziemlich störend bemerkbar.

Teilweise müssen diese Ungleichheiten vielleicht auch dem Umstand zugeschrieben werden, daß es mir nicht möglich war, die Pflanzen bei konstanter Temperatur anzuziehen; denn bei Anzucht im Versuchsraum trat trotz reichlicher Ventilation das berüchtigte Auswachsen der Hypokotyle viel zu stark auf. Die Anzucht geschah deshalb im Gewächshaus. Die entspelzten Körner kamen für 24 Stunden zum Anquellen auf einen Streifen nasses Filtrierpapier, dessen Enden in Wasser tauchten. Dann wurden sie einzeln in runde Zinkblechtöpfchen von 3 cm Höhe und 4 cm Durchmesser in ein Gemisch von fein gesiebter Erde und Sand gepflanzt. Sie blieben nach dem Bepflanzen, vor Lichtzutritt geschützt, noch 1½ bis 2 Tage im Gewächshaus und wurden 24 bis 36 Stunden vor dem Gebrauch ins Dunkelzimmer gebracht. Da die Versuche im Sommerhalbjahr ausgeführt wurden, war das Wachstum ein ziemlich rasches. In der Regel waren die Pflanzen 3 Tage nach Beginn der Keimung zum Versuch brauchbar. Die Erde wurde stets in gleichmäßig durchfeuchtetem Zustand verwendet und die Töpfchen nach dem Bepflanzen gut angegossen. An den folgenden Tagen genügte dann ein einmaliges Besprengen mit feiner Brause, um die Erde gleichmäßig feucht zu halten; stärkeres Gießen wurde besonders

streng vermieden vor der Einstellung zum Versuch, um Wachstumsschwankungen zu verhüten.

Ein Nachteil dieser Art der Anzucht waren die unvermeidlichen Temperaturschwankungen während derselben. An heißen Tagen stieg die Temperatur im Gewächshaus bis zu etwa 38 ° C. Im Mai und gegen den Herbst hin schwankte sie zwischen 18 und 25 ° C. Die Versuche selbst wurden bei 22 ° C. ausgeführt. Da die Pflanzen vor Beginn des Versuchs mindestens 24 Stunden in der konstanten Temperatur des Versuchsraums zubrachten, so waren Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit, wie sie Vogt bei plötzlichen starken Temperaturänderungen beobachtete, ausgeschlossen. Ebenso hätte erwartet werden können, daß die Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit, die Bach (1907) nach ungleichen Anzuchttemperaturen feststellte, hier durch die viel frühere Übertragung in den Versuchsraum ausgeglichen worden wären. Aber es machte sich doch insofern noch eine Nachwirkung der Gewächshaustemperatur geltend, als die in der heißen Zeit sehr rasch gekeimten Pflanzen oft auch während des Versuches noch eine etwas größere Wachstumsgeschwindigkeit aufwiesen, als die bei niedrigeren Temperaturen angezogenen Keimlinge.

Die Pflanzen wurden bei einer Koleoptilenlänge von 16 bis 33 mm zum Versuch verwendet. Der aufsteigende Ast der großen Periode des Wachstums ist für derartige Messungen dem Maximum bei weitem vorzuziehen, weil bei ersterem sich viel eher die normale Wachstumsbeschleunigung berechnen läßt. Ein hier auftretendes Maximum kann mit Sicherheit vom Maximum der großen Periode unterschieden werden. Außerdem treten Nutationen im Allgemeinen um so weniger störend auf, je geringer die Länge der Koleoptile ist.

Als Versuchsraum stand mir im Utrechter botanischen Laboratorium ein Dunkelzimmer mit konstanter Temperatur zur Verfügung, das durch elektrische Heizung auf 22 ° C gehalten wurde. Durch den von Talma (1918, S. 375ff.) beschriebenen Thermoregulator wurde in der Mitte des Versuchs-

raums eine Konstanz der Temperatur bis auf 0,5° C. erzielt, und diese durch die Aufzeichnungen eines Termographen fortlaufend kontrolliert.

Für die Erneuerung der Luft diente ein lichtdicht eingebauter elektrischer Ventilator. Durch wiederholtes, nicht zu lange andauerndes Ventilieren ließ sich eine genügende Reinheit der Luft erzielen, ohne daß dadurch Temperaturschwankungen eintraten.

Für die nötige Luftfeuchtigkeit sorgte neben aufgestellten Wassergefäßen eine besondere Rieseleinrichtung. Aus einem in der Höhe angebrachten Reservoir tröpfelte Wasser auf ein darunter aufgehängtes Nesseltuch, wodurch dieses beständig naß gehalten wurde. Auf diese Weise wurde eine relative Luftfeuchtigkeit von 55 bis 60% erreicht.

Für die Dauer der Beobachtung kamen die Pflanzen in einen Thermostaten mit einem Wassermantel von Zimmertemperatur, der in der Mitte des Raumes aufgestellt war. Durch den Wassermantel wurden die kleinen Schwankungen beim Ein- und Ausschalten der Öfen soweit ausgeglichen, daß im Innern des Thermostaten im Lauf eines Versuchs die Temperatur sich noch um höchstens 0,1 bis 0,2° C. veränderte. Durch ein im Wassermantel befindliches Thermometer mit einer Skala von Zehntelgraden ließ sich jederzeit die Temperatur kontrollieren. Die Erneuerung der Luft im Thermostaten geschah mittels einer Wasserstrahlluftpumpe, durch welche Luft durch den Innenraum hindurchgesaugt werden konnte. Die Feuchtigkeit im Innenraum war, wie Kontrollmessungen ergaben, die gleiche wie im Versuchszimmer.

Die Beobachtung geschah durch ein Mikroskop (Zeiß, Obj. A, Mikrometerokular 2), dessen Tubus in die eine Seitenwand des Thermostaten in horizontaler Stellung eingebaut war in der Weise, daß eine kleine seitliche Bewegung möglich war, ohne die Stabilität der Aufstellung zu sehr zu beeinträchtigen. Durch Abschrauben der Frontlinse erhielt ich eine 71fache Vergrößerung (ein Mikrometerteilstrich = 14 μ), was

eine Präzision der Ablesung bis auf 3,5 μ genau ergab. Die Ablesungen wurden alle 3 Minuten vorgenommen. Bei jedem Versuch wurde das Wachstum einer einzigen Pflanze verfolgt.

Die Verschiebung der Versuchspflanze in vertikaler Richtung mußte für Wachstumsmessungen natürlich in ausgedehntem Maße möglich sein. Sie erfolgte sehr rasch und präzis mit Hilfe eines Kathetometers, das in den Boden des Thermostaten eingebaut war. Auf dessen oberes Ende wurde das Töpfchen mit der Versuchspflanze aufgesetzt. Bei den fortlaufenden Beobachtungen geschah die Messung in Teilstrichen des Mikrometerokulars; größere Zuwachswerte, zur Berechnung der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit in einem längeren Zeitraum, konnten bis auf 20 μ genau am Kathetometer abgelesen werden. Eingeführt wurde die Versuchspflanze ins Innere des Thermostaten durch eine Öffnung in seiner oberen Wand, durch die zugleich das für die Ablesungen erforderliche Licht eintrat.

Als Lichtquelle diente eine 100kerzige Halbwattlampe mit sehr dunkler Rubinglasüberbirne, die senkrecht über der Thermostatenöffnung befestigt war. Ihr Licht wurde durch ein drehbares Spiegelchen so ins Mikroskop geworfen, daß sich von der erleuchteten Okularskala die Koleoptilenspitze als scharfe Silhouette abhob. Vier weitere Spiegel, die zu phototropischen Versuchen angebracht waren, blieben vollständig verdunkelt durch Kappen von schwarzem Papier. Zur Absorption der Wärmestrahlen wurde eine Glasschale, 5 cm hoch mit Wasser gefüllt, über die Thermostatenöffnung geschoben. Ein am Boden der Schale angebrachtes Scheibchen schwarzen Papiers, dessen Größe so gewählt war, daß der Lichtzutritt zum Beobachtungsspiegel nicht dadurch beeinträchtigt wurde, verhinderte die direkte Bestrahlung der Koleoptilenspitze von oben.

Spezielle Versuche, über die an andrer Stelle eine vorläufige Mitteilung erschienen ist (Zollikofer, 1920), hatten gezeigt, daß der Einfluß des roten Lichtes auf das Wachstum keineswegs vernachlässigt werden darf. Die Versuchspflanze war bei einer

Entfernung von 45 cm von der Lichtquelle einer Lichtstärke von ungefähr 0,4 MK ausgesetzt. Das Aufstellen der Pflanze im Thermostaten geschah, um die Belichtung möglichst einzuschränken, ohne direktes Licht. Nur für die Einstellung des Mikroskops und für die Kathetometerverschiebung wurde die Beobachtungslampe angedreht. Das beanspruchte 1 bis höchstens 2 Minuten. Auch die Orientierung der Koleoptile in der Weise, daß ihr größerer Durchmesser in die Beobachtungsrichtung fiel, konnte ohne Licht geschehen. Eine Lötstelle am Töpfchenrand diente mir als Marke; zu dieser wurden die Samen beim Einpflanzen stets in bestimmter Weise orientiert. Zum Ablesen der Uhr, für die Notierungen und sonstige Hantierungen diente eine 50kerzige Lampe mit Rubinglasüberbirne, die annähernd die gleiche Lichtstärke durchließ wie die Beobachtungslampe. Im Thermostaten war die Versuchspflanze vollständig gegen die Strahlen derselben geschützt. Soweit für andere Manipulationen Licht erforderlich war, zum Einsetzen in die Zentrifuge, zum Messen der Koleoptilenlänge, zur Kontrolle der Spitzensymmetrie usw., achtete ich streng darauf, die direkte Belichtung auf ein Minimum einzuschränken.

Zu den Schleuderversuchen stand mir eine vom Institutsmechaniker de Bouter speziell für meine Zwecke hergerichtete Zentrifuge zur Verfügung. Sie wurde von einem Elektromotor von $^1/_8$ HP getrieben und lieferte mit Hilfe verschieden großer Übersetzungen und eines zwischengeschalteten Regulierwiderstandes Kräfte bis zu ungefähr 200 g. Die Zentrifugentrommel, die einen Durchmesser von 27 cm hatte, konnte durch einen Hebel arretiert werden. Das ermöglichte eine sehr rasche Übertragung und Sistierung der Bewegung. Das Töpfchen mit der Versuchspflanze kam in ein genau passendes Kästchen; dieses wurde in ein zwischen zwei Schienen beliebig verstellbares Widerlager in der Trommel eingeschoben. Die Beweglichkeit desselben ermöglichte es, den Abstand von der Achse in bestimmten Grenzen zu variieren. Durch verschiedene Stellung

des Kästchens konnte die Versuchspflanze entweder parallel zur Zentrifugenachse orientiert werden, oder in der Richtung der Fliehkraft, die Koleoptile nach innen oder nach außen gerichtet. Zum Ausbalancieren diente ein im gegenüberliegenden Sektor verschiebbares Laufgewicht. Die Schienen trugen eine Zentimetereinteilung, wodurch eine rasche und genaue Einstellung ermöglicht wurde. Ein dicht schließender Deckel aus Aluminium, dessen Rand mit dickem nassen Filtrierpapier ausgeschlagen war, sorgte für möglichst hohen Feuchtigkeitsgehalt im Innern der Trommel, um Störungen im Wachstum durch gesteigerte Transpiration so viel als möglich zu vermeiden. Das Einsetzen der Pflanze in die Zentrifuge konnte mit wenigen Handgriffen geschehen. Das Herausschleudern der Erde aus dem Töpfchen wurde verhindert durch Aufsetzen eines kleinen Metalldeckels mit zentraler Öffnung für den Durchtritt der Koleoptile. Dieser kam auch bei den Klinostatenversuchen und bei Reizung in der Inverslage zur Verwendung.

Da die Stromschwankungen im Netz sich öfters im Gang der Zentrifuge bemerkbar machten, kontrollierte ich jeweils die Umdrehungsgeschwindigkeit mit Hilfe von Tourenzähler und Stoppuhr, sowohl direkt vor der Exposition, als auch während derselben. Die angegebenen Fliehkräfte sind nach der Formel $F = \frac{4{,}024 \cdot r}{t^2}$ berechnet, wobei r den Abstand von der Achse in Metern, t die Umlaufszeit in Sekunden bedeutet. Die Zentrifugenachse ließ sich nach Bedarf horizontal oder vertikal stellen.

3. Der Verlauf des Wachstums unter den gegebenen Bedingungen.

Wie ich im vorigen Abschnitt kurz erwähnt habe, erwies sich das rote Licht schon in der geringen verwendeten Menge von Einfluß auf die Zuwachsbewegung. Ein tropistischer Effekt wurde allerdings trotz der einseitigen Einwirkung im Thermostaten nicht bemerkbar, weil bei der senkrechten Aufstellung die Schwerkraft von Anfang an dem Krümmungsbestreben entgegenwirkte. Dagegen trat stets zu Beginn der Beobachtung eine charakteristische Wachstumsreaktion auf. Diese war doppelt störend, da es sich ja bei den Versuchen gerade um die Feststellung einer andern Wachstumsreaktion handelte. Hinsichtlich genauerer Angaben muß ich auf die erwähnte Mitteilung (Zollikofer, 1920) verweisen. An dieser Stelle sei nur so viel darüber ausgeführt, als wesentlich ist für die Beurteilung der uns hier beschäftigenden Versuche.

Als Beispiel des Wachstumsverlaufs unter den beschriebenen Bedingungen diene der in Fig. 1 wiedergegebene Versuch. Auf der Abszisse sind die Beobachtungsintervalle von je 3 Minuten eingetragen; die Ordinaten geben die zugehörigen Zuwachsgrößen in μ, umgerechnet auf eine Minute. Betrachten wir die Kurve im Hinblick auf die Lichtwachstumsreaktion, so ist für diese charakteristisch die anfängliche Wachstumshemmung, der meistens im Gegensatz zum vorliegenden Beispiel noch eine kurze Beschleunigung vorausgeht. Auf das Minimum folgt ein langsamer Wiederanstieg, der entweder direkt oder nach Überschreitung eines kleinen Maximums zu einer annähernd konstanten Höhe des Zuwachses führt. Dieser Zeitpunkt ist in der Regel nach 40—60 Min. erreicht. Es war zunächst denkbar, daß es sich dabei um die Wirkung einer Erschütterung oder kleiner Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen bei der Übertragung in den Thermostaten handelte. Bei Kontrollversuchen blieb aber eine Ortsver-

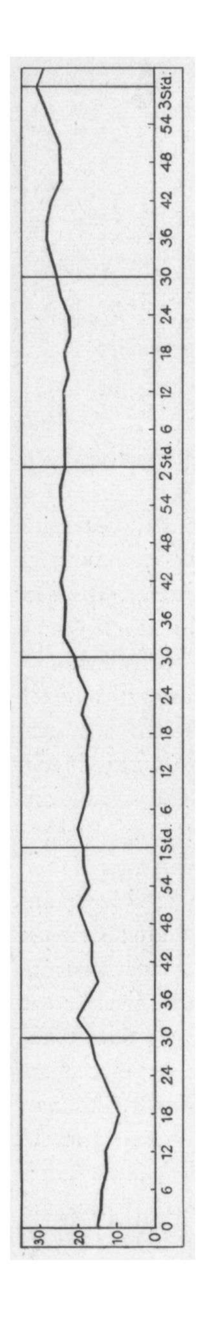


Fig. 1. Wachstumsverlauf nach Anfangsbeleuchtung von 24 MKS (1 Min. 0,4 MK rotes Licht).

änderung von weniger als 25 Minuten (Aufstellung in der Anzuchtkiste oder in der Zentrifugentrommel) ohne merkliche Einwirkung. Tabelle 1 gibt einen solchen Versuch wieder, bei dem der Aufenthalt im Thermostaten für 10 Minuten unterbrochen wurde, nachdem das Wachstum konstant geworden war. Die Pflanze wurde so lange in die für die Schleuderversuche benutzte Zentrifugentrommel gestellt und nachher weiter beobachtet. Die Zahlen geben die auf einander folgenden Zuwachswerte, umgerechnet in μ pro Minute. Es zeigt sich nach der Unterbrechung wohl eine gewisse Hemmung, aber keine der Rotlichtreaktion der Fig. 1 entsprechende wellenförmige Schwankung des Wachstums.

Anderseits trat nach zwischengeschalteten Dunkelperioden von mindestens 30 Minuten, während denen die Pflanze unberührt im Thermostaten stehen blieb, in der Regel eine neue, wenn auch schwächere Wachstumsreaktion auf. Ich kann deshalb die Erscheinung nur der Einwirkung des roten Beobachtungslichtes zuschreiben. Es liegt hier offenbar eine Reaktion auf die für die Einstellung erforderliche Anfangsbeleuchtung von 1 bis 2 Minuten vor. Durch die intermittierende Nachbelichtung bei den alle 3 Minuten stattfindenden Ablesungen tritt allmählich Abstumpfung ein, die Pflanze adaptiert sich an die gleichmäßige Lichtzufuhr, und die Wachstumsschwankungen kommen zur Ruhe, sobald die bestimmte Lichtstimmung erreicht ist.

Erst wenn längere Dunkelpausen eintreten, sinkt diese so weit, daß das rote Licht wieder als Reiz wirkt.

Tabelle 1. Wachstumsverlauf bei Unterbrechung des Aufenthalts im Thermostaten. Pflanze für 10 Minuten herausgenommen.

16,5	14	*11,5*	13	13	14	**21**	17,5	16,5	13
14	14	15	14	16,5	14	11,5	13	13	11,5
11,5	Pflanze heraus			9,5	13	13	13	13	9,5
9,5	10,5	13	10,5	11,5	10,5	10,5	11,5	11,5	13
11,5	11,5	9,5	9,5	13	10,5	14	15	15	18,5
18,5	16,5	16,5	14	14	16,5	18,5	18,5	18,5	

Kehren wir nun zu Figur 1 zurück, so sehen wir, daß auch späterhin nie vollständige Gleichförmigkeit des Wachstums eintritt trotz der weitgehenden Konstanz der Temperatur. Der Wachstumsanstieg der großen Periode, der deutlich zum Ausdruck kommt (vielleicht etwas verstärkt durch den Lichtreiz?), wird nicht in gleichmäßigem Fortschreiten erreicht, sondern in einer deutlichen Wellenbewegung. In der 3. bis 5. Halbstunde sind die Erhebungen lang ausgedehnt und ganz flach, dann treten plötzlich wieder zwei etwas stärkere Anschwellungen des Wachstums auf. Vielleicht sind diese flachen Wachstumswellen noch als letzte Ausläufer der Lichtwachstumsreaktion zu betrachten. Doch scheinen mir nach dem lange andauernden ruhigen Wachstum die beiden kleinen Maxima in der 6. Halbstunde nicht mehr zur Lichtreaktion zu gehören. Hier handelt es sich aber nur um die praktische Frage, wie bald eine neu einsetzende Wachstumsreaktion sich unzweifelhaft vom bisherigen Wachstumsverlauf abheben, also mit Sicherheit festzustellen sein wird. Das ist am Ende der ersten Stunde der Fall. Es wurde deshalb vor jedem Versuch eine ununterbrochene Vorbeobachtung von ¾—1 Stunde durchgeführt, so lange bis der Zuwachs ziemlich konstant war. Wenn die Zuwachswerte wieder eine mittlere Höhe erreicht hatten und

während 15 bis 20 Minuten gleichmäßig blieben, so konnte dieser Punkt im Allgemeinen als erreicht gelten. Die Lichtwachstumsreaktion merklich abzukürzen, gelang mir nicht. Eine Erhöhung der Lichtmenge, sei es durch Verwendung der 4 Seitenspiegel, sei es durch etwas längere Anfangsbelichtung, blieb ohne sichtbaren Einfluß. Ebenso wirkungslos war früheres Einstellen in den Thermostaten. So konnte nur die Dauer der Belichtung auf ein Minimum eingeschränkt werden.

Eine weitere Schwierigkeit, die in der Methode der Einzelbeobachtung begründet lag, bot die starke individuelle Variabilität der Versuchspflanzen. Obgleich mein Samenmaterial einer reinen Linie entstammte, kam sie sehr unliebsam zur Geltung. Troendle hat in seinen variationsstatistischen Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit (1915) gefunden, daß diese genau wie ein morphologisches Merkmal variiert, was sich in einer typischen Variationskurve ausdrückt. Er hat allerdings mit einer Population gearbeitet; aber bei der Unmöglichkeit, auch in einer reinen Linie Samen zu bekommen, die unter völlig gleichen Ernährungsbedingungen erwachsen sind, ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß sein Befund mit gewissen Einschränkungen auch für reine Linien gelten wird. Folgt aber die Reaktionszeit der Zufallskurve, so ist zu vermuten, daß dies auch für andre physiologische Eigenschaften zutreffen wird. Die starken individuellen Differenzen im Verhalten meiner Versuchspflanzen veranlaßten mich, Kontrollbeobachtungen in dieser Richtung vorzunehmen. Eine Serie von 30 Pflanzen wurde 10 Minuten geotropisch gereizt. Eine Stunde nach Beginn der Reizung wurden die Koleoptilen in der von Arisz (S. 48) angegebenen Weise mittels einer Linse auf durchsichtiges Papier projiziert und rasch nachgezeichnet. Nachher wurde dann die Spitzenabweichung in Millimetern gemessen. Die Versuchsbedingungen waren die gleichen wie bei den übrigen Versuchen. In Tabelle 2 ist die Verteilung der Varianten auf die verschiedenen Größenklassen dargestellt.

Tabelle 2. Variation der Spitzenabweichung nach geotropischer Reizung.

Größe der Spitzenabweichung in mm	0	0,25	0,5	0,75	1,0	1,25	1,5	1,75	2,0	2,25	2,5	2,75	3
Zahl der Pflanzen	2	1	6	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1

Die Zahlen zeigen eine außerordentliche Variabilität in der Stärke der Reaktion, trotzdem sie sich auf Pflanzen einer Serie, also unter völlig gleichen Bedingungen erwachsen, beziehen. Ich möchte auf diese Tatsache ausdrücklich hinweisen mit Rücksicht auf die individuellen Verschiedenheiten in den später zu besprechenden Versuchen. Wohl wurden alle Pflanzen mit zu geringer Wachstumsgeschwindigkeit eliminiert. Aber bei der großen Variationsbreite schon in bezug auf den äußeren Krümmungseffekt liegt es auf der Hand, daß es praktisch unmöglich war, ganz einheitliche Resultate zu erzielen, wo es sich um eine so empfindliche Reaktion wie die Wachstumsreaktion handelt. So muß eben aus den Resultaten ein Mitteltypus herausgeschält werden. Daß infolge der Einzelbeobachtung auch die Zahl der Versuche beschränkt bleiben mußte, ist ein weiterer Nachteil der Methode.

Die starke Variabilität der Pflanzen hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit machte es auch sehr schwer, einen zuverlässigen Mittelwert für die Beschleunigung des Wachstums während der Dauer eines Versuchs zu bekommen. Aus Sierps Angaben (1918, Tabelle 8) läßt sich für die ganz dunkel stehenden Koleoptilen eine mittlere Beschleunigung von 3% pro Stunde berechnen, für die bei schwachem roten Dauerlicht aufgestellten 3,3%. Ich fand unter fünf Kontrollmessungen zweimal überhaupt keinen Wachstumsanstieg während 2½ bis 3 Stunden; 3 Versuche dagegen ergaben eine Beschleunigung von 8 und 9% pro Stunde bei 4½ bis 6stündiger Beobachtung. Ich habe deshalb den Berechnungen über die prozentualen Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit einen mittleren Wachstumsanstieg von

5% pro Stunde zugrunde gelegt. Als Ausgangswert dafür diente die Wachstumsgeschwindigkeit am Ende der Vorbeobachtung. Um den durch die Rotlichtreaktion entstehenden Fehler auszuschalten, ist auch bei Berechnung der Wachstumsänderung in den Kontrollversuchen die erste Stunde unberücksichtigt geblieben.

Was das Nutieren der Versuchspflanzen anbetrifft, so trat dieses am stärksten auf bei Koleoptilen von über 30 mm Länge, weshalb ich im allgemeinen trotz der geringeren Wachstumsgeschwindigkeit etwas kürzere Pflanzen bevorzugte. Stark nutierende Exemplare wurden stets eliminiert. Schwache Nutationen waren nicht sehr störend, da die seitliche Beweglichkeit des Mikroskops das Nachrücken gestattete; es wurde in diesem Fall stets nur die vertikale Verlängerung gemessen. Hinsichtlich der Reaktionsfähigkeit fand ich keinen merklichen Unterschied zwischen kürzeren und längeren Koleoptilen. Es erwiesen sich nur sehr kurze Koleoptilen (unter 18 mm) im allgemeinen als weniger reaktionsfähig.

---

4. Versuche mit Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreizen.

Wenn Schwerkraft- und Zentrifugalkraftreize eine typische Änderung des Wachstumsverlaufs, analog der Lichtwachstumsreaktion, hervorrufen, so war eine solche sowohl nach allseitig wie nach einseitig einwirkendem Reiz zu erwarten. Allseitige Reizung mußte sie aber insofern reiner zum Ausdruck bringen, als hierbei die unter Umständen störenden Erscheinungen der Krümmungsbewegung wegfielen. Sie ließ sich leicht ausführen durch Klinostatenversuche mit Rotation um die horizontale Achse. Eine Ergänzung dazu konnte die antagonistische Reizung zweier gegenüberliegender Flanken am intermittierenden Klinostaten bilden. Für die einseitige Reizung kam in erster Linie die Exposition in optimaler Reizlage in Betracht,

außerdem verschieden große, quer zur Organachse angreifende Zentrifugalkräfte. Endlich ließ sich auch von Kräften, die in der Längsrichtung einwirken, ein Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit vermuten, gestützt einerseits auf die Wachstumshemmung, welche Sprosse in der Inverslage erfahren (Voechting, Raciborski 1900, Hering), anderseits auf Riss' Beobachtungen über die hemmende Wirkung der Längskomponente der Schwerkraft. Es war also außerdem die Wirkung der Inverslage in bezug auf die Schwerkraft und verschieden große Fliehkräfte zu untersuchen und endlich eine allfällige Wirkung von in der Längsrichtung normal angreifenden größeren Fliehkräften.

Aus Gründen der Übersichtlichkeit gebe ich meine Versuche nicht in der Reihenfolge wieder, in der sie ausgeführt wurden. Zunächst sei die Wirkung quer angreifender Kräfte besprochen. Die klarsten Verhältnisse für die erste Orientierung bieten die Klinostatenversuche mit allseitiger Reizung.

A. Quer angreifende Kräfte.

a) Allseitige Reizung am Klinostaten.

Wenn wir eine Pflanze so um die horizontale Klinostatenachse rotieren, daß ihre Längsachse die Verlängerung der Klinostatenachse bildet, die Schwerkraft also allseitig quer angreift, so wird nach einander allen ihren Flanken eine gewisse kleine Reizmenge zugeführt, und die Summation der Einzelimpulse in jedem Längsstreifen muß zu einer bestimmten Erregungshöhe führen. Zu einer tropistischen Reaktion kann es nicht kommen, da die ausgelösten Krümmungstendenzen einander gegenseitig kompensieren. Ist aber die primäre Reaktion eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit, so muß diese allseitig gleichmäßig zur Geltung kommen.

Die geotropische Präsentationszeit für Avena beträgt nach Rutten-Pekelharing (Tabelle 3, S. 21) bei einem Ablenkungswinkel von 90° und einer Temperatur von 22,5° C. im

Mittel 4½ Minuten. Ich begann zunächst mit längeren Rotationszeiten, konnte aber mit der Reizdauer heruntergehen bis auf 2½ Minuten, ohne daß die tatsächlich auftretende Wachstumsreaktion allzu undeutlich wurde. Für die Drehung am Klinostaten wurde über die Versuchspflanze ein leeres Töpfchen gestülpt, das mit zwei kreuzweise gespannten Gummibändchen auf dem Versuchstöpfchen befestigt wurde. Dadurch war die Pflanze gleicherweise vor dem roten Licht und vor erhöhtem Transpirationsverlust während der Rotation geschützt. Die Reizzeiten wurden so gewählt, daß mit wenigen Ausnahmen ganze Umdrehungen ausgeführt wurden. Die Dauer einer Umdrehung betrug 90 Sekunden.

Ein Bild des Wachstumsverlaufs nach allseitiger Reizung bieten die Kurven A bis C der Figur 2. Weitere Versuche sind in Tabelle 3 bis 7 wiedergegeben. Zwecks Raumersparnis sind nur die paar letzten Zuwachswerte vor der Reizung eingetragen. Diese zeigen oft in einem leichten Anstieg das Ende der Rotlichtreaktion. Die Zahlen der Tabellen, sowie die Ordinaten in den Kurven bezeichnen die Zuwachsgrößen in μ pro Minute, berechnet aus dem Beobachtungsintervall von 3 Minuten. In den Kurven gibt der Pfeil den Zeitpunkt der Reizung an, die unterbrochene Linie die normale Wachstumsgeschwindigkeit. Die Maxima sind in den Tabellen durch Fettdruck, die Minima durch Kursivdruck hervorgehoben.

Tab. 3. 2½ Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 61).

18,5	20	25,5	24,5	23,5	24,5	23,5	24,5	Reizung		
20	20	**27**	24,5	22	15	*13*	14	16,5	17,5	
18,5	18,5	21	22	22	20	18,5	22	24,5	25,5	(1 Std.)
21	21	22	22	24,5	27	25,5	21	23,5	25,5	
28	**32,5**	28	25,5	27	25,5	23,5	27	23,5	23,5	(2 Std.)
22	*20*	23,5	23,5	28	25,5	27	25,5	24,5	23,5	

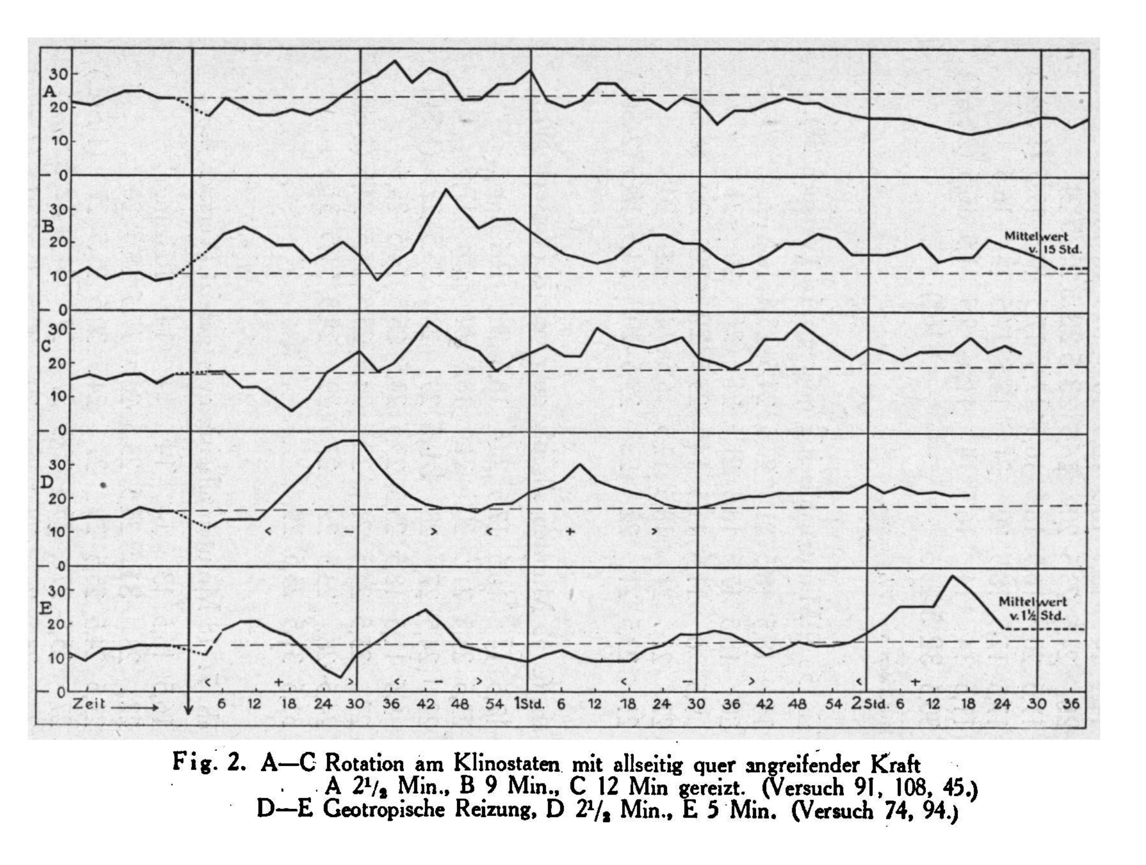


Fig. 2. A—C Rotation am Klinostaten mit allseitig quer angreifender Kraft
A $2^1/_2$ Min., B 9 Min., C 12 Min gereizt. (Versuch 91, 108, 45.)
D—E Geotropische Reizung, D $2^1/_2$ Min., E 5 Min. (Versuch 74, 94.)

Tab. 4. 5 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 107).

9,5	11,5	14	18,5	18,5	18,5	18,5	18,5	Reizung		
17,5	**29**	24,5	23,5	20	*16,5*	**23,5**	**23,5**	**23,5**	21	
18,5	17,5	20	16,5	16,5	16,5	17,5	17,5	17,5	17,5	(1 Std.)
16,5	17,5	17,5	18,5	20	21	18,5	17,5	14	16,5	
11,5	11,5	14	14	16,5	14	11,5	*9,5*	11,5	16,5	(2 Std.)
23,5	30,5	**32,5**	25,5	—	—	—	16*)	—	—	

*) Mittelwert von $1^3/_4$ Stunde.

Tab. 5. 9 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 38).

17,5	15	18,5	18,5	21	23,5	24,5	23,5	Reizung		
21	20	18,5	17,5	18,5	21	21	21	20	21	
17,5	9,5	*6*	11,5	11,5	14	23,5	**29**	**29**	28	(1 Std.)
25,5	27	22	21	18,5	17,5	16,5	*14*	*14*	20	
22	21	23,5	21	22	22	23,5	20	24,5	18,5	(2 Std.)

Tab. 6. 15 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 39).

22	17,5	14	16,5	17,5	20	18,5	20	Reizung		
27	23,5	23,5	21	20	21	18,5	*14*	15	17,5	
18,5	22	24,5	27	28	**31,5**	29	28	25,5	22	(1 Std.)
20	*9,5*	11,5	18,5	25,5	23,5	23,5	25,5	24,5	25,5	
31,5	27	23,5	24,5	*21*	22	24,5	25,5	23,5	24,5	(2 Std.)
25,5	24,5	28	23,5	22	27	29	24,5	31,5	31,5	
30,5	31,5	31,5	25,5	29						

Tab. 7. 18 Minuten allseitig quer gereizt (Versuch 43).

18,5	16,5	16,5	13	14	14	14	14	Reizung		
16,5	22	28	**31,5**	25,5	23,5	20	*17,5*	18,5	20	
23,5	23,5	24,5	25,5	29	27	24,5	30,5	25,5	27	(1 Std.)
28	27	25,5	27	25,5	25,5	27	27	31,5	**32,5**	
28	27	28	27	28	28	29	30,5	25,5	30,5	(2 Std.)
29	28	27	27	27	27	28	28			

Die angeführten Versuche zeigen, trotz Abweichungen im einzelnen, alle das Bild einer typischen Wachstumsschwankung. Als Erstes tritt der wellenförmige Verlauf des Wachstums hervor. Aus den zahlreichen Einzelwellen hebt sich, in den meisten Fällen deutlich erkennbar, eine größere Wellenform heraus. Auf einen anfänglichen Anstieg (der in manchen Fällen fehlt) folgt eine Verzögerung des Wachstums, die in der Regel etwa eine halbe Stunde nach der Reizung zu einem deutlichen Minimum führt. Darauf steigt die Geschwindigkeit wieder bis zu einem Maximum, das meistens beträchtlich über der Anfangsgeschwindigkeit liegt. In der Regel sinkt das Wachstum dann rasch; nur selten hält es sich längere Zeit auf gleicher Höhe. Das Steigen und Fallen, besonders der Abfall nach dem zweiten Maximum, ist immer wieder von einer rückläufigen Bewegung unterbrochen, wodurch sich die ganze Kurve aus lauter mehr oder weniger deutlichen, kleineren Einzelwellen zusammensetzt.

In Tabelle 8 sind die sämtlichen Klinostatenversuche mit quer angreifender Kraft zusammengestellt. Um einen Überblick über die Art und Größe der Wachstumsänderung zu geben, habe ich die algebraische Summe aller Abweichungen von der normalen Wachstumsgeschwindigkeit, ausgedrückt in Prozent derselben, für je 2 Stunden berechnet. Die Zahlen geben an, ob die Gesamtänderung eine Wachstumsbeschleunigung oder eine Hemmung war, und bieten ein ungefähres Bild von der Höhe derselben. Die normale Geschwindigkeit ist aus den Werten zu Ende der Vorbeobachtung mit einer stündlichen Beschleunigung von 5% des Anfangswertes berechnet. Die Wachstumsmessungen wurden nach der Reizung durchschnittlich 2—2½ Stunden ununterbrochen durchgeführt. Da damit aber das Ende der Wachstumsreaktion noch nicht erreicht war, bestimmte ich in den späteren Versuchen mit Hilfe des Kathetometers noch den Zuwachs für das anschließende Zeitintervall (ca. 2 Stunden oder 1 Nacht) und berechnete daraus die mittlere Geschwindigkeit. Im letzteren Fall ließ sich die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit nur ganz ungefähr bestimmen,

weil in diesem Zeitraum in der Regel schon das Maximum der großen Periode überschritten war. Für seine Lage konnte aber nur ein mittlerer Wert angenommen werden. Ich setze diese Zahlen deshalb in Klammer. Sie sind aber insofern doch von Wert, als sie einen Anhaltspunkt für den späteren Wachstumsverlauf geben, ob ein weiteres Sinken oder Steigen der Wachstumsschnelligkeit stattfindet. Um die Amplitude und Verteilung der Ausschläge zum Ausdruck zu bringen, gebe ich die Abweichung der zwei ersten Maxima und des ersten Minimums von der normalen Wachstumsgeschwindigkeit in Prozent derselben an, außerdem ihre zeitliche Lage, berechnet vom Beginn der Reizung ab.

Die in Tabelle 8 angeführten Einzelwerte zeigen sich auf den ersten Blick recht schwankend. Die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit ist sehr verschieden nach ein und derselben Reizdauer. Die individuelle Variabilität tritt stark hervor, die Wachstumskurve erscheint bald zusammengedrängt, bald auseinandergezogen. Eine Gesetzmäßigkeit aber zeigt sich in den Vorzeichen der Wachstumsänderung. Bei einer Reizdauer bis zu 9 Minuten ergibt sich als Gesamtsumme aller Abweichungen von der normalen Geschwindigkeit ein negativer Wert, also eine Wachstumshemmung, oberhalb 9 Minuten eine Beschleunigung. Bei den kürzesten und längsten Reizungen verstärkt sich die Tendenz zur Wachstumsverzögerung, bzw. Beschleunigung noch in den folgenden 2 Stunden. Später scheint die Hemmung weiter zuzunehmen, so viel sich aus den leider nur vereinzelten Daten ersehen läßt.

Wenn wir ferner die Anfangs- und Endglieder aller Gruppen vergleichen (die Versuche sind innerhalb der einzelnen Gruppen nach steigenden Werten der Wachstumsänderung in den ersten 2 Stunden geordnet), so ergibt sich ein deutliches Ansteigen mit wachsender Reizdauer. Ebenso steigen die Zeitwerte bis zum Eintritt des ersten Maximums und Minimums an. Gewisse quantitative Beziehungen zwischen Reizmenge und Wachstums-

Tab. 8. Reizung am Klinostaten mit allseitig quer angreifender Kraft.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %			1. Maximum		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.–2. Std.	3.–4. Std.	5.–19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
70a	2½	−28	—	—	—	—	40	18	8	78
61	2½	−11	—	—	9	12	48	24	22	99
91	2½	−5	−39	(−52)	0	9	22	24	45	39
107	3	−5	−39	(−47)	57	9	56	21	27	27
60	5	−31	−18	—	—	—	58	18	−11	39
64	5	−17	−22	—	5	18	31	30	5	42
63	5	−9	—	—	4	18	27	30	19	87
47	6	−1	+25	—	16	21	32	33	11	51
38	9	−10	—	—	—	—	72	48	32	63
108	9	+66	(−19)		118	18	21	42	206	54
41	12	+5	—	—	38	15	55	33	47	51
42	12	+13	+17	—	32	18	21	36	49	51
45	12	+35	—	—	6	15	65	30	87	54
39	15	+12	—	—	26	18	36	39	39	63
44	18	+9	+37	—	27	36	19	57	33	90
43	18	+49	—	—	91	30	−1	42	83	72

reaktion sind also zweifellos vorhanden. Die Lage des zweiten Maximums dagegen zeigt keine deutliche Gesetzmäßigkeit, der spätere Verlauf der Wachstumskurve variiert stark, ebenso auch die Höhe der 3 Kardinalpunkte, die sehr von der individuellen Reaktionsfähigkeit abhängt.

Vergegenwärtigen wir uns an Hand der Zahlen von Tabelle 8 nochmals den Wachstumsverlauf, so stellen sich Kurve A und C der Figur 2, wenn wir von den Einzelschwankungen absehen, als Typen desselben nach kürzerer und längerer Reizung dar. Im ersteren Fall sinkt die Geschwindigkeit vom zweiten Maximum ab kontinuierlich bis tief unter die normale Höhe, wodurch der negative Wert der Gesamtsumme der Wachstumsänderungen zustande kommt. Im zweiten Fall dagegen hält sie sich entweder längere Zeit annähernd gleich hoch, oder sinkt doch nur so langsam, daß sie stets noch beträchtlich über dem Normalwert bleibt. Dadurch entsteht die ausgeprägte Wachstumssteigerung, die in der unteren Hälfte der Tabelle zutage tritt.

Wir finden somit als Wirkung der Rotation am Klinostaten einen typisch wellenförmigen Wachstumsverlauf, der in seiner Gesamtheit eine bestimmte Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit zum Ausdruck bringt, je nach der Dauer der Reizung eine Verzögerung oder eine Beschleunigung. Ein ähnlich wellenförmiger Verlauf tritt uns auch entgegen in der Wachstumsreaktion, die Vogt bei Haferkoleoptilen nach Belichtung senkrecht von oben erhalten hat (vgl. seine Kurven S. 208, 212, 219, 223). Vor allem aber ist der Vergleich mit den Resultaten von Sierp (1921), der Haferkeimlinge zweiseitig belichtete, von größtem Interesse. Nach Sierp findet sich dieser wellenförmige Wachstumsverlauf nach jedem Licht- oder Dunkelreiz als „primäre" Licht- bzw. Dunkelwachstumsreaktion, in ganz ähnlicher Weise aber auch nach Erschütterungen und nach kurzer Einwirkung von Narkotika. Ihm steht als sekundäre, „tropistische" Wachstumsreaktion eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit gegenüber, bei schwächeren Reizen eine Beschleunigung, bei stärkeren eine Hemmung. Die Analogie mit der Wirkung allseitiger geotropischer Reizung am Klinostaten ist so auffallend,

daß wir nicht daran zweifeln können, das Gegenstück zur Lichtwachstumsreaktion, eben die vermutete *Schwerewachstumsreaktion* oder Geowachstumsreaktion vor uns zu haben. Diese stimmt somit in den Grundzügen vollkommen mit der Lichtwachstumsreaktion desselben Objekts überein. Die Wachstumsänderung erfolgt bei der Schwerewachstumsreaktion in entgegengesetztem Sinn, im Einklang damit, daß es sich bei tropistischer Wirkung der Schwerkraft um eine negative Reaktion handeln müßte, wo auf Lichtreiz eine positive Bewegung ausgeführt würde. Ehe wir aber auf die Beziehungen im einzelnen eingehen können, ist zu untersuchen, in welcher Weise andere Formen der Schwerewirkung das Wachstum beeinflussen.

b) Reizung am Klinostaten mit abwechselnd längs und quer angreifender Kraft.

Die bezeichnete Angriffsrichtung der Schwerkraft erhalten wir, wenn wir die Pflanze nicht in die Verlängerung der Klinostatenachse bringen, sondern mit ihrer Längsachse senkrecht zu derselben orientieren. Ich führte eine Anzahl solcher Versuche aus zur Kontrolle von später zu besprechenden Schleuderversuchen, bei denen die Schwerkraft in dieser Weise mitwirkte. Doch möchte ich sie hier einfügen, da sie sich eng an die andern Klinostatenversuche anschließen. Hierher gehört zunächst Kurve J der Figur 3. Einige weitere Versuche gebe ich in Tabellenform.

Tab. 9. 3 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 101).

23,5	23,5	25,5	24,5	24,5	25,5	25,5	25,5	Reizung		
21	24,5	24,5	**27**	24,5	22	17,5	16,5	*14*	18,5	
20	25,5	**28**	25,5	22	22	24,5	27	23,5	21	(1 Std.)
18,5	*16,5*	*16,5*	21	23,5	25,5	27	24,5	25,5	25,5	
28	**29**	27	25,5	**29**	25,5	24,5	23,5	*22*	*22*	(2 Std.)
23,5	25,5	23,5	23,5	25,5	27	**30,5**	28	28	25,5	21

Tab. 10. 6 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 93).

10,5	10,5	11,5	11,5	14	17,5	15	16,5	Reizung		
9,5	10,5	11,5	11,5	14	14	13	11,5	13	16,5	
14	16,5	15	16,5	17,5	20	21	**29**	21	*16,5*	(1 Std.)
22	29	35	**36**	35	30,5	25,5	*21*	23,5	32,5	
35	**39,5**	32,5	32,5	28	28	23,5	27	29	28	(2 Std.)
23,5	*21*	*21*	25,5	25,5	24,5	23,5	25,5			

Tab. 11. 6 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 76).

18,5	16,5	16,5	16,5	15	15	15	15	Reizung		
16,5	20	**24,5**	21	17,5	14	17,5	16,5	16,5	16,5	
15	14	14	*10,5*	16,5	17,5	16,5	16,5	15	15	(1 Std.)
14	17,5	20	25,5	25,5	**30,5**	28	25,5	25,5	**30,5**	
28	27	25,5	24,5	23,5	23,5	22	22	23,5	25,5	(2 Std.)
24,5	21	18,5	18,5	18,5	20	23,5	24,5	23,5	21	
20	18,5	17,5	20	20						

Tab. 12. 12 Minuten allseitig gereizt, abwechselnd längs und quer (Versuch 75).

14	15	16,5	17,5	17,5	17,5	16,5	17,5	Reizung		
24,5	**28**	23,5	15	10,5	10,5	*9,5*	20	22	22	
23,5	17,5	*11,5*	13	15	16,5	16,5	15	14	14	(1 Std.)
16,5	16,5	20	20	20	20	21	32,5	25	**42**	
37	*28*	*28*	30,5	35	**44,5**	42	42	37		

Das Kurvenbild fügt sich im allgemeinen den beiden Typen ein, die wir oben für die Reaktion auf allseitig quer einwirkende Schwerkraft gekennzeichnet haben. Ein Unterschied macht sich aber bemerkbar einerseits in dem vielfach unruhigeren Wachstumsverlauf der 2. Stunde, indem dort noch relativ große Ausschläge auftreten, da die Maxima und Minima zeitlich viel unregelmäßiger verteilt sind, anderseits in durchwegs etwas höherliegenden Zuwachswerten bei kürzerer Reizdauer. Die

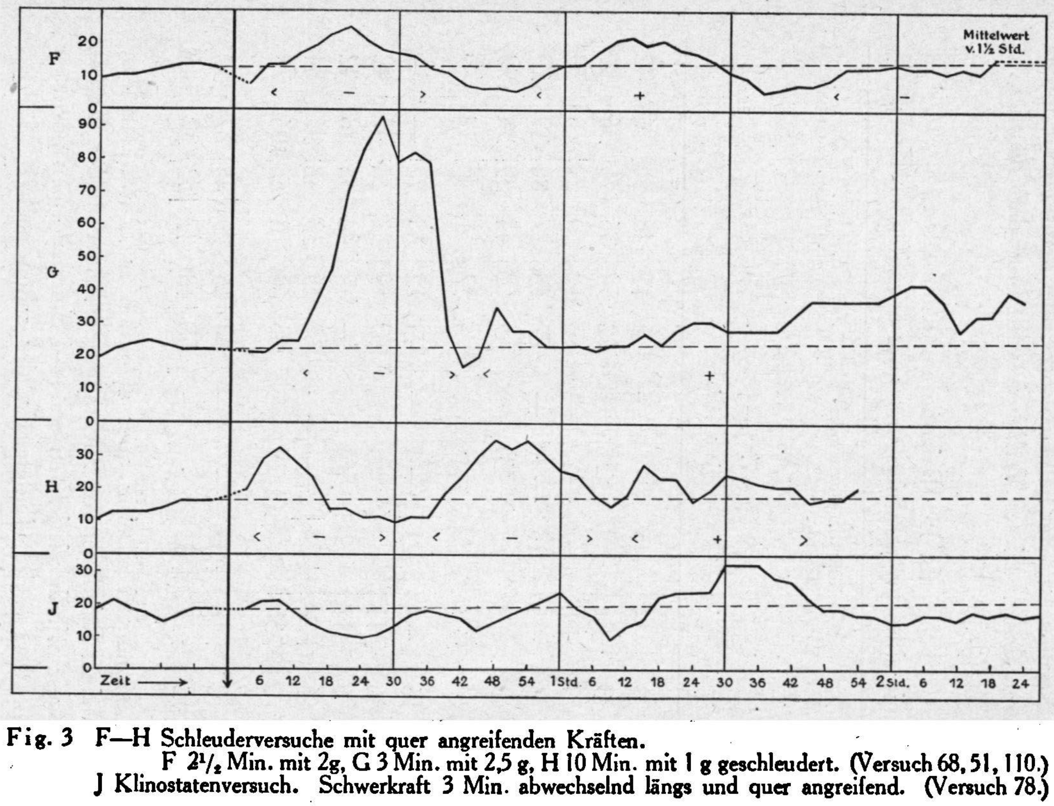


Fig. 3 F—H Schleuderversuche mit quer angreifenden Kräften.
F $2^1/_2$ Min. mit 2g, G 3 Min. mit 2,5 g, H 10 Min. mit 1 g geschleudert. (Versuch 68, 51, 110.)
J Klinostatenversuch. Schwerkraft 3 Min. abwechselnd längs und quer angreifend. (Versuch 78.)

Wachstumskurve verläuft durchschnittlich weniger tief unter dem Normalwert, oder hält sich sogar über demselben in ihrem späteren Gang. Dieses Verhältnis wird besonders deutlich in Tabelle 13.

Tab. 13. Reizung am Klinostaten
mit abwechselnd längs und quer angreifender Kraft.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstums-geschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
101	3	−14	−45	—	—	5	15	46	30	6	42
92	3	−12	+9	+2	−12	12	54	36	75	36	120
78	3	−8	—	—	—	13	12	50	27	−8	39
105	3	−5	+15	—	—	27	48	27	84	29	129
87	3	−4		(−43)		5	12	44	39	38	90
81	3	+37	+44	—	—	102	45	−19	78	59	126
77	6	−4	+21	—	—	43	12	63	72	—	—
80	6	+11		(−40)		43	12	32	24	47	42
82	6	+11		(−50)		—	—	44	33	28	42
76	6	+28	+24	—	—	62	15	33	48	91	84
93	6	+30		(−2)		66	60	6	66	106	78
79	12	+18	+32	—	—	84	15	29	45	67	57
75	12	+27	+33	—	—	58	18	47	33	32	45

Während bei allseitig quer angreifender Schwerkraft erst nach einer Reizdauer von 9 Minuten die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit in den ersten 4 Stunden einen positiven Gesamtwert ergibt, finden wir hier schon nach 6 Minuten langer Rotation eine Wachstumsförderung, in einem Fall sogar schon nach 3 Minuten Reizdauer. In den übrigen Versuchen ist nach Rotation von 3 Minuten die Wachstumshemmung in

den ersten 2 Stunden durchschnittlich beträchtlich geringer und geht teilweise später in eine Förderung über. Die in Tabelle 8 zutage tretende Zunahme der Wachstumsförderung in der 3. und 4. Stunde nach längerer Reizung findet sich auch hier wieder, ebenso die nach der 4. Stunde einsetzende, länger anhaltende Wachstumshemmung. Es hat den Anschein, als ob die hier mitbeteiligte Längskraft im Sinne einer Wachstumsförderung in den Anfangsstunden wirken würde. Bei Besprechung derjenigen Versuche, in welchen die Längskraft allein zur Einwirkung kam, wird sich Gelegenheit ergeben, näher auf diesen Punkt einzugehen.

c) Antagonistisch geotropische Reizung am intermittierenden Klinostaten.

Den Klinostatenversuchen mit allseitiger Reizung schließen sich noch einige Versuche am intermittierenden Klinostaten an, bei denen die Pflanzen in Horizontallage je eine Minute abwechselnd antagonistisch gereizt wurden. Die Umdrehungsdauer von einer Stellung in die entgegengesetzte betrug 15 Sekunden. Ich gebe zwei Beispiele dieser Versuche in Tabelle 14 und 15 und eine Zusammenfassung in Tabelle 16.

Tab. 14. 2½ Minuten antagonistisch gereizt (Versuch 72).

21	21	25,5	28	25,5	25,5	24,5	24,5	Reizung		
11,3	13	14	15	15	16,5	17,5	16,5	17,5	18,5	
18,5	18,5	20	22	25,5	**28**	25,5	25,5	25,5	24,5	(1 Std.)
25,5	21	18,5	16,5	16,5	15	15	16,5	17,5	18,5	
18,5	16,5	16,5	16,5	16,5	15	*14*	17,5	18,5	20	(2 Std.)
20	22	21	21	21	22	23,5	21			

Tab. 15. 12½ Minuten antagonistisch gereizt (Versuch 49).

13	15,5	18,5	23,5	23,5	24,5	23,5	23,5	Reizung		
21	20	22	20	*18,5*	21	21	25,5	25,5	**34**	
30,5	24,5	23,5	22	20	*18,5*	21	29	27	24,5	(1 Std.)
24,5	27	24,5	25,5	27	27	27	27	27	28	
31,5	**32,5**	**32,5**	31,5	27	24,5	22	24,5	25,5	24,5	(2 Std.)
24,5	28	22	*21*	27	28	28	27	29	30,5	31,5

Tab. 16. Antagonistische Reizung am Klinostaten.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderg. d. Wachstumsgeschw. in %		1. Maximum		1. Minimum		2. Maximum	
		1.—2. Stunde	3.—4. Stunde	Beschleun. %	nach Min	Verzögerg %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
72	2½	−27	—	—	—	53	6	10	51
48	7½	−4	+6	19	9	19	33	14	39
50	7½	−2	+19	44	18	43	75	41	129
59	10	−20	—	−18	12	49	36	−5	63
58	10	−10	+10	15	27	49	75	15	117
49	12	+2	—	41	42	25	60	16	66

Die Versuche geben gegenüber den früheren wenig Neues. Ein Unterschied konnte höchstens insofern vermutet werden, als hier zwei bevorzugten Flanken eine größere Reizmenge zugeführt wurde. Es scheint, daß der dadurch gegebene Wachstumsimpuls durchschnittlich etwas geringer ist, was die Höhe der einzelnen Ausschläge betrifft. Doch sind die Versuche zu wenig zahlreich, um eine Entscheidung zuzulassen, ob diese Erscheinung nicht bloß zufällig ist. Das Auftreten positiver Werte in der Summe der Wachstumsabweichungen erfolgt bei ziemlich gleichen Reizzeiten wie nach Reizung mit allseitig quer angreifender Schwerkraft. Die Versuche lassen sich deshalb diesen letzteren direkt anschließen.

d) Reizung mit einseitig quer angreifenden Kräften.

Die Versuche mit geotropischer Reizung und diejenigen mit einseitig quer angreifenden Schleuderkräften gehören so eng zusammen, daß ich sie zur Besprechung zusammenfasse. Zur geotropischen Reizung wurden die Pflanzen in die Zentrifugentrommel gestellt. Sie wurden bei allen einseitigen Reizungen

so orientiert, daß die Krümmungsrichtung mit der kürzeren Querachse der Koleoptile zusammen fiel, so daß nachher senkrecht zur Krümmungsrichtung beobachtet werden konnte. Bei den Schleuderversuchen bestand die Möglichkeit, auch die Größe der Kraft zu variieren. Außerdem hoffte ich, durch verschiedene Stellung der Achse einen Beitrag zur Frage der „Längskraft" zu gewinnen. Die Koleoptilen standen bei quer angreifender Kraft parallel zur Zentrifugenachse. Bei vertikaler Stellung derselben wirkte also die Schwerkraft in der Längsrichtung ein, im Gegensatz zu den geotropischen Versuchen, bei denen gar keine Längskomponente wirksam war. Bei horizontaler Achsenstellung war die Längskraft ausgeschaltet. Zu der einseitig quer angreifenden Fliehkraft kam aber hier die allseitig quer angreifende Schwerkraft hinzu, welche sich abwechselnd zur ersteren addieren und von ihr subtrahieren mußte; die Summe der zur Einwirkung kommenden Kräfte war also doch gleich der angewendeten Fliehkraft. Was nun ihre Richtung anbetrifft, so hat Giltay (1910) für kombinierte Reizung mit gleich großen Kräften nachgewiesen, daß die Einstellung in die Resultante von Schwerkraft und Fliehkraft erfolgt. Buder (1919) vermutet auch für den Geotropismus die allgemeine Gültigkeit des von ihm für die phototaktischen Bewegungen nachgewiesenen Resultantengesetzes. Auch Riss fand, daß zwei Kräfte, die senkrecht zu einander und senkrecht

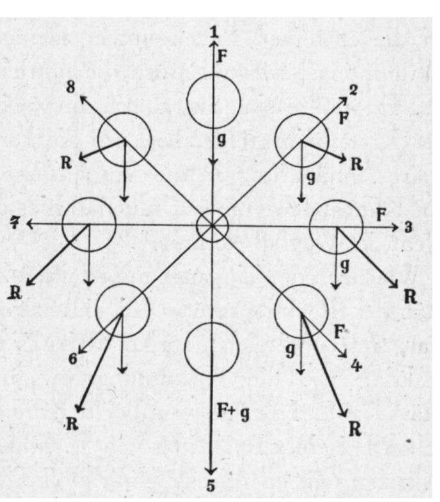


Fig. 4.

zur Längsachse des Organs angreifen, denselben Effekt haben, wie die durch das Kräfteparallelogramm ausgedrückte Resultante. Dieser Fall ist hier realisiert. Wie es Figur 4 darstellt, muß sich die Angriffsrichtung der Resultanten bei der Drehung kontinuierlich ändern. Die kurze Querachse der Koleoptile war stets in die Richtung der Fliehkraft eingestellt. Nur in Stellung 1 und 5 fällt aber die Resultante in die Richtung dieser Achse. Bei Gleichheit der Kräfte ist sie in Stellung 1 = 0, in Stellung 5 = 2 g. Dazwischen bewegt sie sich innerhalb + 90° und — 90° hin und her, wobei sie mit der Annäherung an die extremen Lagen immer kleiner wird, so daß für die Krümmungsbewegung doch die mittlere Richtung maßgebend ist. Es müßte sich also durch die wechselnde Angriffsrichtung der Kraft beim Schleudern um die horizontale Achse eine gewisse Annäherung an die Verhältnisse bei allseitiger Reizung am Klinostaten ergeben, nur daß hier die tropistische Wirkung nicht in Wegfall kommt.

Wie nach den eingangs mitgeteilten Zahlen über die Variabilität der Reaktionsgröße bei einseitiger Reizung zu erwarten war, traten bei gleich starker Reizung sowohl die Wachstumsreaktion wie die Krümmungsbewegung in sehr ungleicher Stärke auf. Letztere war bei der angewandten Vergrößerung schon bei einer Reizdauer von 5 Minuten bei gut reagierenden Pflanzen sehr energisch. Um richtige Werte zu bekommen, war es nötig, den Zuwachs in der Wachstumsrichtung zu messen, was durch Drehung der Mikrometerskala leicht möglich war. Die vertikale Projektion des zurückgelegten Weges, welche in einigen Kontrollversuchen bei unveränderter Vertikalstellung der Skala gemessen wurde, gab nicht nur absolut zu niedrige Werte, sondern auch ein verändertes Kurvenbild. Je stärker bei der ersten negativen Krümmung die seitliche Bewegung war, um so geringer war der in der Vertikalen zurückgelegte Weg; dem ersten Maximum der in der Wachstumsrichtung gemessenen Zuwachsgrößen entsprach ein Minimum der Werte der vertikalen Projektion, dem ersten Minimum um-

gekehrt ein Maximum der letzteren. Ein Beispiel soll dies illustrieren.

Tab. 17. 5 Minuten mit 2 g geschleudert (Versuch 36a).
Vertikaler Zuwachs.

15	13	14	15	15	16,5	14	14	Reizung		
23,5	17,5*	9,5	3,5	2,5	*0*	*0*	2,5	10,5	14	
16,5	18,5	17,5*	20	**22**	**22**	21	**22**	20†	17,5	(1 Std.)
13	17,5	21	18,5	27	25,5	**36**	32,5	30,5	30,5	
30,5	28	22	*21*	22	22	24,5	30,5	23,5	24,5	(2 Std.)
34	30,5†	24,5	21	18						

** negative Krümmungsbewegung. †† Rückkrümmung.

Zwischen ** und †† erfolgten die negative und die positive Krümmungsbewegung, in der übrigen Zeit verlief das Wachstum gerade. Die negative Krümmung wurde in sehr kurzer Zeit (33 Minuten) durch eine außerordentlich starke seitliche Bewegung ausgeführt, während der in der Vertikale vorübergehend gar keine Verlängerung zu beobachten war. In die darauffolgende Pause von 18 Minuten fällt ein kleineres Maximum. Die Ausgleichsbewegung verlief viel ruhiger, in kleinen Schritten und über 1 Stunde anhaltend. In diese Zeit fiel nur ein schwächeres Minimum, außerdem zwei recht hohe Maxima. Allgemein erfolgte die Rückkrümmung langsamer als die primäre Krümmungsbewegung und war nicht von einer entsprechenden Depression der Vertikalverlängerung begleitet. Nach einer Reizung von 10 bis 12 Minuten war die Krümmung in der Regel schon so stark, daß hier die Grenze einer zuverlässigen Messung erreicht war.

Die Kurven D und E der Figur 2 (S. 255) und F bis H der Figur 3 (S. 263) geben einige Beispiele von geotropischen und Schleuderversuchen mit verschieden großen Reizmengen. Weitere sind in den Tabellen 18 bis 24 enthalten.

Tab. 18. 2½ Minuten geotropisch gereizt (Versuch 102).

15	13	14	14	14	13	14	14	Reizung		
14	18,5	20	24,5	23,5	21	23,5	23,5	20	22	
23,5	24,5	25,5	29	**34**	28	21	*18,5*	*18,5*	25,5	(1 Std.)
28	**30,5**	23,5	18,5	*17,5*	24,5	23,5	27	24,5	24,5	
28	32,5	32,5	32,5	**37**	**37**	**37**	36	32	24,5	(2 Std.)
25,5	27	29	31,5	27	*15*	18,5	27	—	29*	—

* Mittelwert von 2 Std.

Tab. 19. 5 Minuten geotropisch gereizt (Versuch 73).

11,5	17,5	18,5	20	20	20	22	20	Reizung		
20	23,5	23,5	21	20	23,5	27	32,5	42	**46,5**	
29	18,5	16,5	*15*	21	22	**23,5**	18,5	17,5	16,5	(1 Std.)
14	18,5	18,5	20	21	20	21	**24,5**	**24,5**	21	
18,5	*17,5*	*17,5*	18,5	20	21	24,5	**30,5**	28	23,5	(2 Std.)
23,5	22	24,5	24,5	—	—	25,5*	—	—	—	

* Mittelwert von 1½ Std.

Tab. 20. 10 Minuten geotropisch gereizt (Versuch 55).

16,5	18,5	18,5	18,5	17,5	15	18,5	16,5	Reizung		
25,5	22	24,5	23,5	25,5	37	51	42	42	51	
56	56	**58**	56	37	32,5	23,5	*22*	24,5	32,5	(1 Std.)
37	63	61	61	61	**79**	65,5	46,5	37	32,5	
28	32,5	32,5	32,5	27	24,5	*23,5*	28	**32,5**	**32,5**	(2 Std.)
28	23,5	25,5	23,5	24,5	23,5	25,5	30,5	23,5	30,5	
24,5	24,5									

Tab. 21. 5 Minuten mit 1 g um die horizontale Achse geschleudert (Versuch 88).

15	16,5	15	15	17,5	16,5	15	16,5	Reizung		
16,5	21	**22**	21	21	18	16,5	*11,5*	14	23,5	
37	35	46,5	61	74,5	**77**	54	32,5	25,5	21	(1 Std.)
20	20	20	20	18,5	18,5	18,5	16,5	*14*	16,5	
18,5	18,5	22	18,5	18,5	22	23,5	27	29	30,5	(2 Std.)
35	31,5	29	28	30,5	28	—	—	26,5*	—	

* Mittelwert von 1½ Std.

Tab. 22. 10 Minuten mit 1 g um die horizontale Achse geschleudert (Versuch 29).

18,5	20	18,5	20	20	20	20	20	Reizung		
20	22	29	32,5	37	37	39,5	44,5	**46,5**	42	
42	35	28	28	28	25,5	23,5	20	20	16,5	(1 Std.)
16,5	16,5	*14*	*14*	23,5	23,5	25,5	27	28	28	
27	23,5	23,5	22	22	22	28	29	32,5	**36**	(2 Std.)
32,5	30,5	29	29	30,5	28	29	29	28	27	
28	28	24,5	23,5	27	24,5	24,5	23,5			

Tab. 23. 2½ Minuten mit 2 g um die horizontale Achse geschleudert (Versuch 67).

17,5	16,5	15	14	13	14	14	15	Reizung		
17,5	16,5	16,5	17,5	18,5	20	23,5	30,5	**35**	29	
23,5	20	*15*	16,5	18,5	20	22	25,5	**30,5**	29	(1 Std.)
27	25,5	23,5	23,5	24,5	24,5	25,5	28	24,5	22	
22	23,5	24,5	25,5	25,5	23,5	24,5	*22*	23,5	24,5	(2 Std.)
27	**28**	27	25,5	24,5	22	21	22	23,5	24,5	
22	21									

Tab. 24. 5 Minuten mit 2 g um die vertikale Achse geschleudert (Versuch 34).

16,5	15	14	15	16,5	17,5	17,5	16,5	Reizung		
9,5	13	15	17,5	21	23,5	23,5	25,5	29	32,5	
37	29	25,5	21	21	23,5	22	21	17,5	17,5	(1 Std.)
16,5	15	15	15	14	10	*8*	13	23,5	27	
29	28	23,5	21	15	15	18	*13*	15—24*		—

* Mittelwert von $1^3/_4$ Std.

Im allgemeinen bieten diese Versuche ein viel einheitlicheres Reaktionsbild, als diejenigen mit allseitiger Reizung. Der Typus des Wachstumsverlaufs ergibt sich als eine Kurve mit starkem Anstieg in der ersten halben Stunde, dem eine rasche Senkung bis ungefähr zur Anfangshöhe und in der dritten Halbstunde ein charakteristisches zweites Maximum folgt. Diesem können sich, je nach dem hoch- oder flachwelligen Charakter und der

Stärke der Reaktion, noch weitere ausgeprägte Erhebungen anschließen. Interessant ist, daß die *Erhebungen durchwegs in enger Beziehung zur Krümmungsbewegung stehen*: Überall, wo sich ein starker Wachstumsanstieg findet, setzt eine Seitwärtsbewegung der Koleoptilenspitze ein, deren Höhepunkt mit dem betreffenden Gipfel der Kurve zusammenfällt. Im Verhältnis wie die Wachstumsgeschwindigkeit zurückgeht, nimmt die Stärke der Krümmungsbewegung wieder ab; es folgt dann eine kurze Zeit rein vertikalen Zuwachses, die in der Wachstumskurve durch das 1. Minimum gekennzeichnet ist. Der zweite Anstieg und Abfall fällt, wenn auch oft weniger genau, mit einer neuen Krümmungswelle zusammen, ein drittes Maximum ebenso. Ich habe in den Kurven Anfang und Ende der Krümmungsbewegung mit < > markiert und ihre Richtung, ob im Sinn einer negativ geotropischen Krümmung (—) oder einer Rückkrümmung (+) verlaufend, angedeutet.

Den einfachsten Typus repräsentiert Kurve D (Figur 2): einmalige Krümmungsbewegung in negativer Richtung, der eine einmalige Rückbewegung folgt. Damit ist die tropistische Reaktion abgeschlossen, das Wachstum verläuft von da an wieder gerade, und ungefähr gleichzeitig wird auch die Wachstumsgeschwindigkeit wieder gleichförmig. Dieser Verlauf ist charakteristisch für die kleinsten angewendeten Reizmengen (Reizdauer 2½ und 3 Minuten). Er stimmt überein mit den Reaktionsbewegungen von Roggenkeimlingen nach geotropischer Reizung von 2 Minuten (*Polowzow*, 1909), ebenso mit dem Verhalten von Phycomyces nach einseitiger Zufuhr geringer Lichtmengen (*Blaauw*, 1914, Tab. 45 bis 47). Auch in Kurve G (Figur 3) findet sich dieser Typus, doch erstreckt sich hier die rückläufige Bewegung über eine viel längere Zeit und hatte ihr Ende noch nicht erreicht, als die Beobachtung abgebrochen werden mußte. In den meisten Fällen bleibt es bei Zufuhr etwas größerer Reizmengen nicht bei der einfachen Hin- und Rückbewegung, sondern es schließt sich ihr noch eine zweite negative Bewegung an. Diese bildet dann den Abschluß der

energisch verlaufenden Bewegungen. Ein weiterer Ausgleich erfolgt nur noch in ganz geringem Ausmaß durch kaum merkliche Abweichungen vom vertikalen Wachstum. Nur selten erscheint, wie in Kurve H (Figur 3), die anfängliche negative Krümmung in zwei deutlich getrennten Phasen. In diesem Fall ist mit der daran anschließenden positiven Bewegung das Ende der Reaktion erreicht. In einzelnen Fällen (Figur 2E) trat die von Bose (1906) und später von Maillefer (1910) beobachtete positive Anfangsbewegung zutage. Beide Autoren betrachten sie als mechanisch bedingt, nicht als zur geotropischen Reaktion gehörig. Vielleicht sind die da und dort auftretenden anfänglichen Depressionen des Wachstums als Endstadium dieser Erscheinung aufzufassen.

Mit den von Rutgers (1912) für Avena angegebenen Nutationsperioden stimmt die zeitliche Verteilung der beobachteten Bewegungen in den wenigsten Fällen überein. Trotzdem die Reizung in der Ebene der stärksten Nutationen erfolgte, um die für solche Messungen günstigere Schmalseite der Koleoptile beobachten zu können, dürften somit die Krümmungsbewegungen kaum wesentlich durch Nutationen beeinflußt sein, zumal ja nur schwach nutierende Exemplare verwendet wurden.

Betrachten wir nun die in Tabelle 25 und 26 zusammengestellten Daten, so ergibt sich als Hauptresultat das fast völlige Verschwinden der negativen Werte in der Gesamtänderung der Wachstumsgeschwindigkeit. Die Maxima liegen höher als nach allseitiger Reizung, das erste vielfach sehr hoch, besonders nach Anwendung größerer Reizmengen. Auch das erste Minimum erscheint durchschnittlich etwas heraufgerückt, sodaß die ganze Kurve in den ersten Stunden mehr oder weniger weit über der normalen Höhe verläuft. Aus den Zahlen der beiden Tabellen ergibt sich eine etwa 4 Stunden lange Dauer der Wachstumsbeschleunigung, wobei aber zu beachten ist, daß dieser Wert wohl nur eine untere Grenze angibt; bei genauer Feststellung

würde er sich vielleicht noch etwas erhöhen. Der weitere Verlauf der Wachstumskurve aber weist deutlich wieder nach unten. In den späteren Stunden zeigt sich eine Wachstumshemmung oder doch eine Abnahme der Beschleunigung. Ich hoffe in speziellen Versuchen noch den Umfang der Beschleunigung und der nachfolgenden Verzögerung festzustellen.

Auffallend ist, daß bei gleichen Reizmengen der einseitige Reiz einen viel stärkeren Wachstumsimpuls erteilt, als der allseitig einwirkende. Das könnte die Auffassung stützen, daß die ganze Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit nur eine

Tab. 25. Geotropische Reizung.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
71	2½	—5	+12	—	—	—	—	33	30	77	45
74	2½	+27	—	—	—	119	30	8	54	73	72
102	2½	+75	+79	+45	—	135	48	—26	51	108	60
62	3	+19	+26	—	—	87	33	—4	54	38	63
56	5	—1	+22	—	—	—	—	47	12	63	51
111	5	+6	—9		(—10)	65	12	33	60	1	99
37	5	+6	+4	—	—	43	48	25	90	20	120
73	5	+8	+10	—	—	124	36	33	48	12	57
94	5	+14	+32	—9	(0)	48	15	69	33	68	48
95	5	+94	+11	(—40)		268	42	—67	54	189	66
25	10	+22*	—	—	—	35	15	28	21	176	45
55	10	+104	+27	—	—	202	48	—13	63	297	87
26	12	+42	—	—	—	21	15	64	27	89	54

* Vertikalprojektion gemessen.

Tab. 26. Reizung mit quer angreifenden Zentrifugalkräften.

Vers.-Nr.	Fliehkraft in g	Reizmenge in g-Min.	Stellung d. Achse	Änderung d. Wachstums-geschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
				1.–2. Std.	3.–4. Std.	5.–7. Std.	8.–19. Sdt.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
96	1	5	vertik.	–13	–12	–41	—	18	39	33	63	41	75
100	1	5	„	+26	+7	–29	(–32)	75	30	35	45	39	57
99	1	5	„	+36	—	—	—	21	12	3	24	168	42
31	1	5	horiz.	+5	—	—	—	–1	18	26	30	77	57
30	1	5	„	+8	+31	—	—	5	18	32	27	50	51
88	1	5	„	+25	+16	–5	—	32	12	32	27	353	51
103	2	5	vertik.	–12	+16	–8	—	89	30	41	45	10	51
46	2	5	„	+14	+21	+12	(–11)	37	42	46	33	37	45
66	2	5	„	+20	+68	—	—	73	39	15	75	44	114
104	2	5	„	+43	+27	(–18)		174	15	24	39	91	54
69	2	5	horiz.	+4	+3	—	—	63	33	16	66	24	90
68	2	5	„	+7	–16	—	—	93	24	55	54	59	75
67	2	5	„	+27	+22	—	—	129	30	13	42	91	60
51	2½	7½	vertik.	+55	—	—	—	313	30	27	45	51	51
110	1	10	vertik.	+20	—	—	—	75	18	50	39	82	60
97	1	10	„	+37	—	—	—	64	15	44	30	94	42
29	1	10	horiz.	+30	+26	—	—	128	36	33	78	33	96
65	2½	10	vertik.	+7	—	—	—	24	12	33	24	63	42
34	2	10	„	+13	+27	—	—	72	42	55	90	61	102
36	2	10	„	+40	—	—	—	84	27	28	63	103	81
35	2	20	„	+116	—	—	—	674	51	–22	81	95	108

sekundäre Erscheinung ist, nichts weiter als der Mechanismus, mit dessen Hilfe die vom einseitig einwirkenden Reizanlaß induzierte Bewegung ausgeführt wird. Ich werde später versuchen, eine andre Erklärung dafür zu geben.

Die oben besprochenen Beziehungen zwischen Reizmenge und Reaktionsgröße treten bei den geotropischen Versuchen wieder klar hervor, etwas weniger deutlich bei den Schleuderversuchen. Während die zeitliche Lage der Maxima und Minima wenig Gesetzmäßiges zeigt, steigt die Höhe des ersten Maximums im allgemeinen mit wachsender Reizmenge. Doch erscheinen hier, wohl infolge der Krümmungsbewegung verschärft, die individuellen Differenzen noch größer als nach allseitiger Reizung.

Wenn wir die Zahlen von Tabelle 25 und 26 vergleichen, so zeigt sich, daß *durchschnittlich die geotropische Reizung eine stärkere Wachstumsbeschleunigung zur Folge hat, als das Schleudern mit gleichen Reizmengen.* Ist dieser Unterschied vielleicht auf eine nachteilige Wirkung des Zentrifugierens zurückzuführen? Einige Kontrollversuche, bei denen ich die Pflanzen mit 1 und 2g auf der offenen Zentrifuge schleuderte, unter Weglassung des Deckels, ergaben in 3 von 4 Fällen eine starke Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit. Nach Einwirkung von 5 bzw. 10g-Minuten blieb jede Krümmungsbewegung aus, und es trat nur eine ganz geringe Wachstumsreaktion auf. Nur *eine* Pflanze reagierte normal. Damit waren natürlich extreme Bedingungen gegeben, wie sie in den Versuchen selbst nie realisiert waren. Aber das Resultat weist doch darauf hin, daß, wenn überhaupt schädigende Nebenwirkungen des Schleuderns auftraten, sie sich in Richtung einer Abschwächung der ganzen Reaktion äußern dürften. Dieser Faktor ist vielleicht mit beteiligt an der auffallenden Differenz zwischen den Zahlenergebnissen der geotropischen und der Schleuderversuche.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß die Schleuderversuche mit verschiedener Stellung der Achse ein in bezug auf die Hemmungswirkung der „Längskraft" unerwartetes Resultat ergaben: bei horizontaler Achsenstellung, ohne Mitwirkung der Längskraft, ist die Wachstumsförderung durchschnittlich geringer als bei vertikaler. Auf eine mögliche Er-

klärung dieser Erscheinung komme ich im 7. Abschnitt zu sprechen.

B. Längs angreifende Kräfte.

a) Reizung in der Inversstellung.

Unter den nun zu besprechenden Längskräften war in erster Linie von invers einwirkenden eine deutliche Beeinflussung des Wachstums zu erwarten. Ich variierte die Reizungen in der Inverslage zwischen 5 und 15 Minuten. Ausgeführt wurden sie in der Zentrifugentrommel, wobei das Töpfchen der Versuchspflanze auf einem vorher darüber gestülpten leeren Töpfchen ruhte.

Tab. 27. 5 Minuten Inversstellung (Versuch 90).

14	14	14	13	14	14	14	14	Reizung		
16,5	11,5	8	*6*	11,5	16,5	14	13	10,5	14	
25,5	**28**	25,5	25,5	17,5	14	9,5	*4,5*	7	11,5	(1 Std.)
16,5	**23,5**	20	18,5	11,5	*6*	8	11,5	14	14	14
14	11,5	11,5	11,5	15	16,5	18,5	21	22	**25,5**	(2 Std.)
20	21	18,5	18,5	14,5	14,5	—	—	19*	—	

* Mittelwert von $1^{1}/_{2}$ Std.

Tab. 28. 10 Minuten Inversstellung (Versuch 98).

10,5	9,5	10,5	11,5	11,5	11,5	14	14	Reizung		
13	14	21	**23,5**	20	17,5	15	*14*	*14*	18,5	
25,5	30,5	27	28	28	30,5	**32,5**	30,5	30,5	24,5	(1 Std.)
22	16,5	*14*	22	20	16,5	16,5	16,5	21	24,5	
23,5	23,5	25,5	30,5	28	**32,5**	**32,5**	24,5	20	*14*	(2 Std.)
22	—	—	—	24,5*	—	—	—	—	—	

* Mittelwert von $1^{1}/_{2}$ Std.

Tab. 29. 10 Minuten Inversstellung (Versuch 85).

17,5	15	14	14	15	15	15	15	Reizung		
13	11,5	11,5	11,5	9,5	8	8	7	8	13	
13	14	15	18,5	18,5	17,5	20	**24,5**	23,5	23,5	(1 Std.)
21	20	18,5	20	18,5	18,5	18,5	18,5	17,5	17,5	
17,5	17,5	17,5	16,5	16,5	15	*14*	16,5	17,5	20	(2 Std.)
21	21	21	22	23,5	**24,5**	23,5	18,5	18,5		

Tab. 30. 15 Minuten Inversstellung (Versuch 32).

11,5	10,5	13	14	14	14	16,5	16,5	Reizung		
7	*6*	8	10,5	11,5	15	15	18,5	18,5	20	
22	17,5	17,5	17,5	17,5	20	23,5	**31,5**	24,5	20	(1 Std.)
20	18,5	18,5	*11,5*	20	20	21	22	20	21	
22	**24,5**	20	20							

Die Schwerewachstumsreaktion (vgl. auch die Kurven *K—M* der Fig. 5) tritt nach dem kurzen Aufenthalt von 5 bis 15 Minuten in der Inverslage charakteristisch in Erscheinung. Der wellenförmige Verlauf beherrscht hier auch in der 2. Stunde noch das Bild. Die Hauptwelle — von den kleineren Schwankungen sehe ich ab — flacht sich im allgemeinen nach dem 2. Maximum noch kaum ab, sondern schreitet fast unvermindert fort. Typisch scheint auch das Auftreten einer gewissen Wachstumsförderung von Anfang an; die Zuwachsgrößen halten sich ganz überwiegend oberhalb des normalen Wertes. Noch klarer zeigt sich diese Beschleunigung in Tab. 31.

Der Wachstumseffekt besteht in den ersten vier Stunden durchwegs in einer Förderung. Das widerspricht zunächst allen Erwartungen. Die weiteren Zahlen weisen aber darauf hin, daß diese Beschleunigung nur den ersten Teil der Reaktion bildet und später in eine Wachstumshemmung übergeht, welche offenbar beträchtlich länger andauert. Denn wo die Zuwachsbewegung bis zur 19. Stunde nach der Reizung noch gemessen wurde, ergab sich überall für den späteren Verlauf eine Wachstumshemmung, die z. B. in Versuch 85 und 89 recht bedeutend ist. Das vorliegende Zahlenmaterial ist noch zu gering, um sichere Schlüsse über den späteren Wachstumsverlauf daraus zu ziehen; vor allem ist das Zeitintervall von der 8. bis zur 19. Stunde viel zu lang, um mehr als eine vorläufige Orientierung zu geben. Ich hoffe aber später feststellen zu können, ob der Gesamteffekt nach kurzdauernder Inversreizung eine Wachstumshemmung ist, wie sich vermuten läßt, ob also die bis jetzt nach-

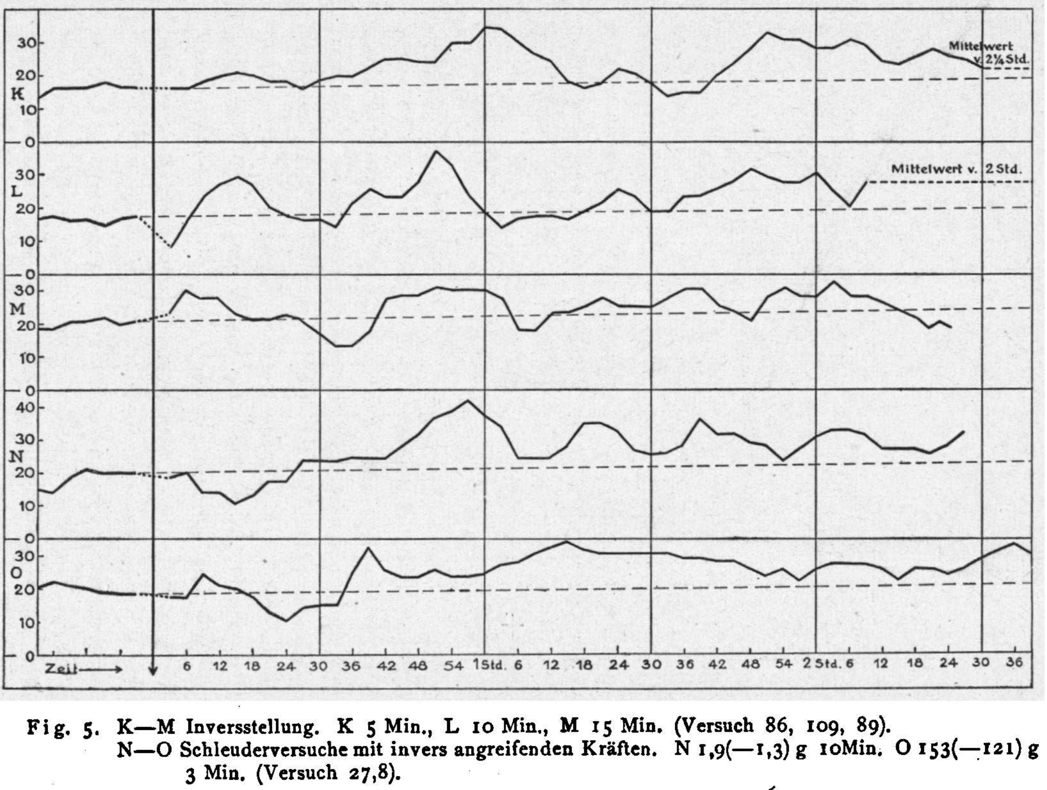


Fig. 5. K—M Inversstellung. K 5 Min., L 10 Min., M 15 Min. (Versuch 86, 109, 89). N—O Schleuderversuche mit invers angreifenden Kräften. N 1,9(—1,3) g 10 Min. O 153(—121) g 3 Min. (Versuch 27,8).

Tab. 31. Reizung in der Inverslage.

Vers.-Nr.	Reizdauer in Min.	Änderung d. Wachstumsgeschw. in %				1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
		1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—7. Std.	8.—19. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
90	5	+5	+20	+15	(−15)	93	42	69	60	59	72
83	5	+7	−6	—	—	42	18	3	42	26	57
86	5	+32	+21	—	—	27	24	2	36	102	69
33	10	+4	—	—	—	62	21	36	33	—	—
85	10	+8		(−34)		56	63	21	120	45	147
109	10	+22	+37	−1	—	62	24	22	42	101	60
84	10	+32	—	—	—	55	57	3	69	102	75
98	10	+53	+52	—	—	67	21	2	33	124	60
32	15	+6	—	—	—	81	69	38	87	35	111
89	15	+13		(−37)		44	21	35	48	43	66

gewiesene anfängliche Wachstumsförderung von einer so ausgiebigen Hemmung abgelöst wird, daß die erstere in der Gesamtwirkung gar nicht mehr zum Ausdruck kommt. Hering hat an Sporangienträgern von Phycomyces, entsprechend den Angaben von Elfving, nach 1—3stündiger Reizung in der Inverslage als Nachwirkung eine Wachstumshemmung beobachtet. Sonst liegen hauptsächlich Angaben über die Wirkung einer dauernden Inversstellung vor. Ob auch in dieser die anfängliche Wachstumssteigerung eintritt und nur bisher übersehen worden ist, bleibt noch zu untersuchen.

Was die Stärke der Reaktion nach verschieden langer Reizung anbetrifft, so zeigt sich, wie in den früheren Versuchsreihen, die Abhängigkeit von der Reizmenge: nach 10 Minuten langer Inversstellung ist die Wachstumsförderung durchschnittlich merklich größer als nach Reizung von 5 Minuten, wenn auch

bei diesen kleinen Zahlen keine deutliche Proportionalität auftreten kann.

Die Wachstumsförderung der ersten 4 Stunden wirft auch ein Licht auf die Ergebnisse der Klinostatenversuche mit abwechselnd längs und quer einwirkender Schwerkraft (vergleiche Tab. 13). Wir hatten dort gegenüber der allseitig quer angreifenden Kraft eine deutliche Verschiebung der Ausschläge in der Richtung einer Wachstumsbeschleunigung gefunden. Wenn wir darin eine Wirkung der Längskraft vermuteten, so kann es sich nur um deren Effekt in der Inversstellung handeln; denn die Wachstumsgeschwindigkeit unter dem Einfluß der längsnormal angreifenden Schwerkraft, also in der geotropischen Ruhelage, ist ja gerade die Norm, mit der wir den Einfluß anderer geotropischer Lagen vergleichen. Da bietet denn die hier auftretende Wachstumsförderung eine Bestätigung jener Vermutung. Wahrscheinlich ist es die invers angreifende Kraft, der wir bei jenen Klinostatenversuchen die stärkere Neigung zur Wachstumsbeschleunigung in den ersten Stunden zuzuschreiben haben. Wo der Zuwachs über Nacht gemessen wurde, ergab sich wie nach Inversreizung überall eine Wachstumshemmung in den späteren Stunden. Letztere findet sich allerdings auch nach Rotation bei allseitig quer angreifender Schwerkraft. Die starken Ausschläge in der 2. Stunde nach der Reizung jedoch stimmen wieder in beiden Versuchsreihen überein, sind also wohl auf das Konto der zeitweisen Inverslage zu setzen.

b) Reizung mit invers angreifenden Zentrifugalkräften.

Die Versuche mit längswirkenden Zentrifugalkräften waren die ersten, die ich überhaupt ausführte, in der Hoffnung, mit größeren Reizintensitäten vielleicht eine besonders ausgeprägte Wachstumsreaktion zu erzielen; denn Lundegårdh (1918) hatte bei quer angreifenden Schleuderkräften ein Ansteigen der Reaktionsoptima bei Intensitäten bis zu 111 g und der Reaktionsgeschwindigkeit bis zu 487 g gefunden. Die Erwartung

erfüllte sich allerdings nicht, aber es ergaben sich doch bestimmte Differenzen zwischen dem Einfluß inverser und normaler Angriffsrichtung. Da teilweise recht hohe Schleuderkräfte zur Anwendung kamen, so könnte das Bedenken erhoben werden, ob dadurch nicht pathologische Veränderungen in den Zellen zustande kommen, welche sich in Störungen des Wachstums äußern könnten. Ich fixierte deshalb eine Anzahl Koleoptilen, unmittelbar nachdem ich sie mit Kräften bis zu 200 g geschleudert hatte, in heißem Alkohol. Die Untersuchung des Zellinhaltes, teils ungefärbt, teils nach Färbung mit Methylenblau, ergab nirgends pathologische Veränderungen, weder einseitige Plasmaansammlungen, noch passive Verlagerung der Zellkerne. Die Zellen hatten durchwegs ein normales Aussehen, so daß nicht auf eine Schädigung durch das Schleudern geschlossen werden konnte.

Die Koleoptilen wurden für die Längsreizung mit ihrer Längsachse in die Richtung des Radius eingestellt. Die Zentrifugalkraft war in dem nach außen gerichteten Teil der Pflanze am größten und nahm nach innen mit der Entfernung von der Achse ab. Da die geotropische Empfindlichkeit sich nicht gleichmäßig über die Koleoptile verteilt, sondern vorwiegend in der Spitze lokalisiert ist, läßt sich nicht gut ein Mittelwert für die Größe der Kraft angeben. Am besten läßt sie sich charakterisieren durch die beiden Grenzwerte, d. h. durch diejenigen Intensitäten, welche auf die äußerste Spitze und auf die Basis der Koleoptile einwirkten. Von diesen beiden Werten ist in den Tabellen überall der auf die Spitze bezügliche vorangestellt, der die Basis betreffende in Klammer beigefügt.

Ich schleuderte bei Anwendung größerer Fliehkräfte mit vertikaler Stellung der Achse, also horizontaler Lage der Pflanze, ausgehend von der Überlegung, daß beim Zusammenwirken der Schwerkraft mit bedeutend größeren Fliehkräften die Resultante einen so kleinen Winkel mit der Fliehkraft bildet, daß die Wirkung der Schwerkraft praktisch vernachlässigt werden kann. Anders ist es bei Kräften wenig größer als g. Hier

wird die Resultante beträchtlich von der Horizontalen abweichen, so daß eine nicht mehr zu vernachlässigende Querkomponente zur Einwirkung kommt. Deshalb schleuderte ich in diesem Fall vorwiegend um die horizontale Achse. Es addierte sich dann zur längswirkenden Fliehkraft ein abwechselnd längs und quer angreifender Schwerereiz, der die Reaktion weniger störend beeinflussen mußte, als der einseitig wirkende. In den zunächst zu besprechenden Versuchen war die Koleoptilenspitze nach außen gerichtet, so daß die Fliehkraft in der Inversrichtung einwirkte und zwar mit maximaler Intensität auf die Spitze.

Tab. 32. 7½ Minuten mit 2,4 (—1,6) g invers geschleudert. Achse horizontal. (Versuch 20.)

15	18,5	20	18,5	16,5	18,5	16,5	16,5	Reizung		
29	**31,5**	27	21	15	15	13	*9,5*	13	15	
17,5	18,5	20	23,5	22	24,5	25,5	25,5	**28**	**28**	(1 Std.)
27	27	27	25,5	25,5	23,5	23,5	21	*16,5*	25,5	
28	25,5	24,5	22	22	23,5	23,5	23,5	24,5	23,5	(2 Std.)
23,5	23,5	21	23,5	22	22	24,5	23,5			

Tab. 33. 5 Minuten mit 6,6 (—4,5) g invers geschleudert. Achse vertikal. (Versuch 15.)

14	18,5	21	21	22	23,5	22	21	Reizung		
17,5	18,5	**24,5**	23,5	15	13	*6*	*7*	*7*	13	
27	30,5	44,5	**49**	48	39,5	35	30,5	28	30,5	(1 Std.)
30,5	35	35	32,5	29	30,5	30,5	29	27	28	
23,5	28	25,5	22	24,5	27	25,5	**20**	22	28	(2 Std.)
25,5	32,5	**34**	32,5	32,5	29	27	29	29	31,5	
32,5	31,5	31,5	29	27	27	28	23,5	28	28	(3 Std.)
23,5	*23,5*	27	30,5	30,5	32,5	**37**	29	28	*24,5*	
28	**30,5**	28	28	28	28	29	28	29	25,5	(4 Std.)
24,5	*23,5*	28	**30,5**	27	27	27	25,5	*20*	24,5	
22	23,5	22	24,5	**28**	24,5	22	25,5	23,5	22	(5 Std.)
22	24,5	25,5	28	23,5	*18,5*	23,5	24,5	23,5	21	
21	20	21	22	23,5	25,5	23,5				

Tab. 34. 2 Minuten mit 81,6 (—64,6) g invers geschleudert. Achse vertikal. (Versuch 2.)

14	15	21	23,5	22	22	22	21	Reizung		
14	14	9,5	7	9,5	9,5	*6*	13	14	15	—
20	18,5	23,5	25,5	28	29	30,5	**32,5**	24,5	23,5	(1 Std.)
23,5	22	22	20	21	18,5	18,5	16,5	14	16,5	
10,5	*10,5*	11,5	14	14	16,5					

Tab. 35. 2 Minuten mit 101 (—81,2) g invers geschleudert. Achse vertikal. (Versuch 7.)

23,5	23,5	24,5	25,5	24,5	25,5	24,5	24,5	Reizung		
20	22	22	**24,5**	21	21	16,5	*15*	*15*	16,5	
20	22	25,5	29	29	**37**	25	23,5	32,5	31,5	(1 Std.)
29	28	28	25,5	25,5	28	25,5	25,5	23,5	23,5	
23,5	*21*	23,5	28	28	35	—	—	—	—	

Zunächst fällt auf, daß der Reaktionsverlauf immer weniger mit demjenigen nach Inversstellung übereinstimmt, je größer die angewendeten Fliehkräfte sind. Die starken Einzelwellen in der 2. Stunde verschwinden und machen einer langgestreckten Wellenform Platz, deren Haupterhebungen vielfach ziemlich gedrängt in der 1. Stunde liegen. Die Tendenz zum Sinken der Zuwachsgrößen mit steigender Reizmenge zeigt sich besonders in Tabelle 36. Ich habe darin die Versuche nach steigenden Reizmengen angeordnet. Die erste Hälfte derselben bleibt unter der von Lundegårdh angegebenen Grenze von 40 g-Minuten, innerhalb welcher nach Reizung mit quer angreifenden Kräften keine negativ geotropische Reaktion mitwirken soll. Soweit findet sich durchwegs eine Wachstumssteigerung in den ersten 4 Stunden. Bei größeren Reizmengen tritt verschiedentlich eine Hemmung auf. Es hat den Anschein, als machte sich auch bei invers angreifender Kraft von einem bestimmten Grenzwert ab eine Gegenreaktion bemerkbar, die als Wachstumshemmung zutage tritt. Die Erscheinung erinnert an den Wendepunkt, den Sierp (1921) bei 200 MKS fand:

Tab. 36. Reizung mit längs invers angreifenden Zentrifugalkräften.

Vers.-Nr.	Fliehkraft in g	Reizmenge in g-Min.	Stellung d. Achse	Änderg. d. Wachstumsgeschw. in %			1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
				1.—2. Std.	3.—4. Std.	5.—6. Std	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min	Beschleun. %	nach Min.
28	1,4 (—0,9)	14 (—9)	horiz.	+4	+13	—	26	57	—1	75	32	96
20	2,4 (—1,6)	18 (—12)	„	+23	—	—	73	15	49	33	47	66
27	1,9 (—1,3)	19 (—13)	„	+28	—	—	0	18	48	27	95	66
16	4,1 (—2,8)	20,5 (—14)	„	+4	—	—	14	9	60	15	25	48
17	5,6 (—4,3)	28 (—21,5)	vertik.	+35	—	—	33	12	31	27	96	45
15	6,6 (—4,5)	33 (—22,5)	„	+21	+18	—7	10	15	73	27	115	48
19	6,6 (—5,3)	33 (—26,5)	„	+7	—	—	26	15	32	36	31	57
1	85 (—64)	85 (—64)	„	—20	—	—	—1	9	66	24	10	51
9	71 (—44)	142 (—88)	„	+31	—	—	55	9	43	12	64	45
2	81,6(—64,6)	163,2 (—129,2)	„	—30	—	—	—	—	74	24	26	57
12	34 (—25)	170 (—125)	„	—3	—	—	—21	15	42	24	38	45
7	101 (—81,2)	303 (—243,6)	„	—1	—	—	—1	15	40	30	45	51
8	153 (—121)	459 (—363)	„	+18	+26	—14	22	12	49	29	57	42

unterhalb dieser Lichtmenge zunehmende Wachstumshemmung, oberhalb ein immer deutlicheres Zurücktreten der Hemmung mit steigender Reizmenge. Weitere Versuche müßten entscheiden, ob tatsächlich von größeren Schleuderkräften das Wachstum im Sinne einer zunehmenden Hemmung beeinflußt wird.

Nach Lundegårdh nimmt mit steigender Reizintensität der Bewegungswiderstand ab. Damit könnte möglicherweise der etwas andere Habitus der Wachstumskurve zusammenhängen, deren Maxima und Minima durchschnittlich etwas früher liegen als nach einfacher Inversstellung.

c) Reizung mit längs normal angreifenden Zentrifugalkräften.

Bei dieser Art der Reizung konnten nur höhere Intensitäten in Betracht kommen, da von Kräften wenig größer als g von

vornherein keine deutliche Wirkung zu erwarten war. In der Tat ergaben sich noch bei Kräften von 6—7 g (an der Spitze angreifend) sehr kleine Ausschläge, welche nur wenig die Amplitude der individuellen Schwankungen überschritten. Erst beim Schleudern mit über 30 g trat eine deutliche Reaktion auf. Die Pflanzen waren bei diesen Versuchen wieder horizontal orientiert, die Koleoptilenspitze nach innen gerichtet; die Zentrifugenachse stand vertikal.

Tab. 37. 4 Minuten mit 36,4 (—55) g, längs normal einwirkend, geschleudert (Versuch 11).

23,5	22	22	21	24,5	24,5	23,5	23,5	Reizung		
18,5	21	21	**24,5**	**24,5**	23,5	22	20	17,5	15	
11,5	16,5	21	28	28	25,5	28	25,5	25,5	28	(1 Std.)
25,5	28	25,5	28	29	**31,5**	30,5	28	29	30,5	
29	28	28	25,5	29	29	29	28	*24,5*	25,5	(2 Std.)
30,5	**31,5**	27	25,5	27	27	*23,5*	25,5	28	**29**	
29	25,5	24,5	*23,5*	25,5	27	28	29	28	27	(3 Std.)
30,5	30,5	30,5	28	28	29	30,5	29	28	29	
28	28	27	27	27	28	31,5				

Tab. 38. 2 Minuten mit 44,9 (—66) g, längs normal einwirkend, geschleudert (Versuch 4).

20	20	17,5	17,5	16,5	18,5	18,5	18,5	Reizung		
23,5	**23,5**	**23,5**	21	16,5	11,5	8	*2,5*	7	8	
6	10,5	14	14	28	28	31,5	**43**	41	27	(1 Std.)
21	21	20	18,5	*13*	20	24,5	29	25,5	27	
28	29	**35**	31,5	29	29	27	29	*24,5*	29	(2 Std.)
30,5	**37**	32,5	34	34	31,5	34				

Tab. 39. 2 Minuten mit 91,2 (—117) g, längs normal einwirkend, geschleudert (Versuch 5).

21	20	20	18,5	20	21	20	20	Reizung		
19	21	18,5	20	22	23,5	**25,5**	16,5	14	14	
15	10,5	*8*	11,5	14	18,5	25,5	**27**	21	21	(1 Std.)
21	20	17,5	17,5	16,5	*14*	16,5	16,5	16,5	16,5	
14	16,5	18,5	16,5	17,5	15	18,5	18,5	17,5	17,5	(2 Std.)
21	20	18,5	18,5	20	21	20				

Eine Schwerewachstumsreaktion ist bei hohen Zentrifugalkräften deutlich vorhanden, aber im allgemeinen noch mehr auf die erste Stunde beschränkt, als bei inverser Angriffsrichtung. Der spätere Wachstumsverlauf ist noch ruhiger. Vor allem fällt die Abwesenheit einer ausgeprägten Wachstumsförderung auf; nach dem 2. Maximum verläuft die Kurve meist unterhalb der normalen Wachstumshöhe; wo eine Beschleunigung auftritt, ist sie ziemlich gering. Die Wachstumszahlen der Tabelle 40 halten sich auffallend nahe an Null. Es hat den Anschein, als wirkte hier der Wachstumsförderung eine Hemmung entgegen, welche der von Riss beobachteten Hemmungswirkung der Längskraft auf die Krümmungsbewegung entsprechen könnte.

Im Hinblick auf die Frage der Längskraft wurden Versuch 23 bis 24a ausgeführt, bei denen mit horizontaler

Tab. 40. Reizung mit längs normal angreifenden Zentrifugalkräften.

Vers.-Nr.	Fliehkraft in g	Reizmenge in g-Min.	Stellung d. Achse	Änderg. d. Wachstumsgeschw. in %		1. Maxim.		1. Minim.		2. Maxim.	
				1–2. Std.	2.–3. Std.	Beschleun. %	nach Min.	Verzögerg. %	nach Min.	Beschleun. %	nach Min.
24	1 (−1,6)	5 (−8,0)	horiz.	+4	—	26	12	36	36	19	81
24a	1 (−1,6)	5 (−8,0)	„	+1	—	27	12	23	30	46	51
23	1 (−1,9)	7,5 (−14,3)	„	−13	—	—	—	55	15	18	54
21	2,3 (−2,9)	17,2 (−21,7)	vertik.	−5	—	—	—	36	21	4	54
14	6,7 (−14,4)	20,1 (−43,2)	„	−6	—	9	36	25	66	—	—
13	6,2 (−14,4)	31 (−72)	„	+11	+5	27	9	52	15	24	27
3	42,2(−64,6)	42,2 (−64,6)	„	−6	—	8	12	20	24	9	51
10	37,3 (−55)	74,5 (−110)	„	−15	—	—	—	31	21	0	39
4	44,9 (−66)	89,8 (−132)	„	+13	—	27	9	87	30	122	60
11	36,4 (−55)	145,6 (−220)	„	+3	+3	4	18	52	39	16	84
5	91,2 (−117)	182,4 (−234)	„	−15	—	27	24	64	42	26	57
6	85 (−117)	212,5 (−292,5)	„	−19	—	−3	18	73	39	7	66

Stellung der Achse geschleudert wurde. Versuch 24 sei hier noch in extenso angeführt.

Tab. 41. 5 Minuten mit 1 (—1,6) g, längs normal einwirkend, geschleudert. Achse horizontal. (Versuch 24.)

11,5	11,5	16,5	16,5	17,5	17,5	17,5	17,5	Reizung		
22	**23,5**	22	20	18,5	18,5	21	18,5	14	*11,5*	
14	16,5	18,5	21	20	21	**23,5**	20	20	20	(1 Std.)
17,5	*16,5*	17,5	**22**	**22**	**22**	**22**	17,5	*14*	16,5	
21	17,5	16,5	18,5	18,5	20	**23,5**	20	17,5	18,5	(2 Std.)
18,5	18,5									

Die Versuche bilden ein Gegenstück zu den Klinostatenversuchen mit längs und quer angreifender Schwerkraft, nur daß sich zu dieser noch die längs einwirkende Fliehkraft addierte. Vergleichen wir die Ergebnisse mit den entsprechenden Versuchen von Tabelle 13 (S. 264), so zeigt sich in der Wachstumsänderung der ersten 2 Stunden im Mittel ein geringerer Anstieg als ohne Mitwirkung der Längskraft. Vor allem aber lassen die Versuchsprotokolle einen bedeutend ruhigeren Wachstumsverlauf erkennen. Die Wachstumskurve bewegt sich in Wellen mit kleinerer Amplitude, so daß man daraus das Bild einer deutlichen Reaktionshemmung gewinnt. Diese ist also wohl der Einwirkung der Längskraft zuzuschreiben im Sinne von Riss' Beobachtungen.

5. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion und das Zustandekommen der Krümmung.

Wenn wir die Änderungen des Wachstumsverlaufs nach der Einwirkung von Schwerkraft- und Fliehkraftreizen überschauen, so tritt überall der wellenförmige Verlauf der Wachstumskurve hervor. Zwei Haupttypen schälen sich heraus: bei Reizung mit längs oder allseitig quer angreifenden Kräften erhebt sich die Wachstumswelle erst nach Überschreitung

eines kleineren Gipfels zum Hauptmaximum und sinkt von diesem ab entweder ganz langsam oder relativ rasch, je nach der Art der Reizung, aber stets in mehr oder weniger starke sekundäre Wellen differenziert, die sich allmählich abflachen.

Wenn dagegen die Wachstumsreaktion zu einer tropistischen Bewegung führt, also nach einseitiger Querreizung, dann liegt in typischen Fällen das Hauptmaximum im Anfang, vielfach alle späteren Ausschläge weit überwiegend; es wird rasch gefolgt von einem 2. Maximum, so daß das dazwischen liegende Minimum meist scharf eingeschnitten erscheint. Auch weitere Erhebungen treten in schärferer Abgrenzung auf. Wir haben gesehen, daß die Wellenberge hier den periodisch an- und abschwellenden Krümmungsbewegungen entsprechen, während die Minima der Kurve mit Zwischenperioden geraden Wachstums zusammenfallen. Die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit setzt sich stets länger fort als die mikroskopisch sichtbare Krümmungsbewegung.

Vergleichen wir die beiden Reaktionstypen mit den Lichtwachstumskurven von Vogt und Sierp (1919, 1921), so zeigt sich, daß die S. 260 f. besprochene Ähnlichkeit allgemein für den Typus der allseitig gleichmäßigen Schwerewachstumsreaktion gilt. Der zweiseitig, bzw. senkrecht von oben einwirkende Lichtreiz, wie ihn Sierp und Vogt anwandten, ruft bei Avena also eine prinzipiell gleichartige Wachstumsreaktion hervor, wie der allseitig, bzw. zweiseitig oder längs angreifende Massenimpuls.

Auch für den Reaktionstypus nach tropistischer Reizung scheint nach Lundegårdhs letzten, leider sehr kurzen Angaben (1921) die Analogie zu bestehen. Auch er findet bei Haferkoleoptilen während der phototropischen Krümmung das Wachstum „ausgesprochen wellenförmig" und um so mehr gehemmt, je stärker die Krümmung. Bei der geotropischen Reaktion nimmt die Wachstumförderung der Konvexseite mit der Größe der Krümmung zu, während die Hemmung der Konkavseite konstanter und absolut kleiner zu sein scheint.

Möglicherweise handelt es sich also auch hier um eine gegensätzliche Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit bei den beiden Tropismen.

Wenn wir Photo- und Geowachstumsreaktion bei Avena vergleichen wollen, so läßt sich eine Reizmenge von 5 g-Minuten mit derjenigen von 20 MKS auf eine Stufe stellen. Die von mir am häufigsten verwendeten Reizmengen von 2½ bis 15 g-Minuten würden im Krümmungseffekt einem Lichtreiz von 10 bis 60 MKS entsprechen. Vergleichbare Reizmengen finden wir also in Sierps Versuchen. Fassen wir die Dauer der Reaktion ins Auge, so finden wir die Lichtwachstumsreaktion bei Sierp über 3 bis 4 Stunden ausgedehnt. Bei der Geowachstumsreaktion dagegen spielen sich die auffallenden Wachstumsschwankungen im Zeitraum von 2 bis 2½ Stunden ab. Auch die Kardinalpunkte der Reaktion (erstes Minimum und Hauptmaximum) liegen bei Sierp auffallend später. Das findet seine Erklärung wohl in der Tatsache, daß auch die geotropische Krümmung bei Avena früher sichtbar wird und rascher ihr Maximum erreicht, als die phototropische (Bremekamp, 1915). Dazu ist allerdings noch zu bemerken, daß die Höhe und zeitliche Lage der Kardinalpunkte in meinen Versuchen bedeutend schwankender ist als bei Sierp.

Nun ist aber daran zu erinnern, daß mit dem Abflauen der starken Wellenbewegungen noch nicht die normale Wachstumsgeschwindigkeit erreicht ist. Vielmehr macht sich, so weit Messungen darüber vorliegen, eine Wachstumshemmung noch stundenlang bemerkbar, nur, wie einige länger ausgedehnte Versuche ergaben, ohne die starken Schwankungen der ersten Stunden. Es kann sich dabei nicht um eine zu hohe Veranschlagung der inneren Wachstumssteigerung handeln; diese dürfte im Gegenteil eher etwas zu niedrig als zu hoch angesetzt sein. Die Hemmung scheint sich nach den bisherigen Messungen sogar über eine viel längere Zeit zu erstrecken, als die starken Wachstumsschwankungen, die den Anfang der Reaktion charakterisieren. Bei der Inversreizung steht die ganze makro-

skopisch feststellbare Wirkung unter diesem Zeichen und wird erst verständlich durch diese Wachstumshemmung der späteren Stunden. Deshalb halte ich diese für zweifellos mit zur Reaktion gehörig. Allerdings nicht in dem Sinne, daß durch sie in den Fällen von einseitiger Reizung noch merkliche Krümmungsbewegungen zustande kämen. Solche würden ja auch bei der vertikalen Aufstellung unter Ausschluß des Klinostaten gar nicht so spät mehr auftreten.

Sierp (1921) betrachtet nur die Wachstumshemmung (bzw. Förderung nach größeren Lichtmengen) als „phototropische" Wachstumsreaktion, weil nur sie vorwiegend von der Spitze der Koleoptile ausgeht, das Wellenförmigwerden des Wachstums dagegen mehr von der Basis. Diese Argumentation ist an sich nicht ganz stichhaltig, da die Basis nach Arisz' Untersuchungen nicht mehr für so wenig phototropisch empfindlich gelten kann. Außerdem muß die lang andauernde Wachstumshemmung in meinen Versuchen, die bei weitem die Dauer der tropistischen Bewegungen überschreitet und doch nichts anderem als der Schwerewirkung zugeschrieben werden kann, Zweifel an der Berechtigung von Sierps Auffassung wachrufen. Auch die enge Beziehung zwischen den Wachstumswellen und den einzelnen Phasen der Krümmungsbewegung, die nach einseitiger Reizung zutage tritt, spricht für eine bestimmte Bedeutung der Wachstumswellen beim Zustandekommen der Krümmung. Sierp hat diese Wellenform des Wachstums auch nach der Einwirkung von Narkotika und nach Stoßreiz beobachtet, ebenso aber die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit. So liegt keine Veranlassung vor, die erstere allein als allgemeine Wirkung kurzer Änderungen eines Außenfaktors anzusprechen, die letztere dagegen als spezifisch phototropische Wachstumsreaktion. Mir erscheint vielmehr gerade das Zusammensein dieser beiden Reaktionsformen von Bedeutung. Daß es sich in den verschiedenen, von Sierp untersuchten Fällen und nun auch nach geotropischer Reizung wiederfindet, eröffnet erfreuliche Möglichkeiten für

die Verallgemeinerung der gewonnenen Auffassungen. Im Gegensatz zu Sierp halte ich das Zusammenwirken des wellenförmigen Wachstumsan- und -abstiegs mit einer Hemmung oder Förderung des Zuwachses für wesentlich für das Zustandekommen einer geotropischen Bewegung, möglicherweise allgemein für die Entstehung tropistischer Krümmungen. Es kann kaum eine zufällige Erscheinung sein, daß die starken Wachstumsschwankungen sich stets im Laufe der ersten 2—2½ Stunden finden, in dem Zeitraum, in welchem ohne Verwendung des Klinostaten bei den angewandten Reizmengen die Krümmung und der autotropische Ausgleich derselben in der Hauptsache zustande kommen. Bei allen länger ausgedehnten Versuchen fehlten in den späteren Stunden stärkere Wachstumswellen.

Sierp selbst läßt die Möglichkeit offen, daß auch die phototropische Wachstumsreaktion auf kleine Lichtmengen aus einem Nacheinander von Wachstumshemmung und Förderung, also aus einer charakteristischen Wachstumswelle bestehen könnte. Damit wäre eine Brücke zwischen unseren Auffassungen gegeben. Die Bedeutsamkeit des wellenförmigen Wachstums für die Entstehung von Krümmungen ergibt sich aus einer einfachen Überlegung. Wir leiten den zur Krümmung führenden Wachstumsunterschied an den beiden Flanken aus der ungleichen Größe der Wachstumshemmung oder Förderung an denselben her. Dieser Unterschied kann aber bei wellenförmigem Wachstum bedeutend größer ausfallen als bei gleichmäßigem, sobald eine Ungleichheit der Wellenlängen an beiden Gegenseiten gegeben ist. Für den Phototropismus trifft dies offenbar zu, wie aus Sierps Kurven für verschiedene Lichtmengen (1921) hervorgeht. Infolgedessen verschieben sich die Phasen gegeneinander, und es kommen auf diese Weise nicht nur die absoluten Differenzen in der erreichten Beschleunigung oder Verzögerung, sondern auch die viel größeren Differenzen in der Phase zur Wirkung. Ein maximaler Bewegungseffekt wird erreicht, wenn eine Beschleunigung der einen Seite mit einer

Hemmung der anderen zusammenfällt. Daraus geht unmittelbar hervor, daß von einer Wachstumskurve mit starken Schwankungen, falls diese an Ober- und Unterseite in ungleicher Intensität auftreten, auch ein relativ starker Bewegungseffekt erwartet werden kann.

Nach einseitiger Reizung erhalten wir bei Messung des Zuwachses in der Wachstumsrichtung die Resultante der Wachstumskurven beider Flanken. Wir sahen die Zuwachsbewegung in auffallenden Stößen auftreten und fanden, daß diese Wachstumsstöße mit den Krümmungsmaxima zusammenfallen; den höchsten in der Wachstumsrichtung gemessenen Zuwachswerten entsprechen die kleinsten Verlängerungen in der Vertikalen. Diese sinken während der primären Krümmungsbewegung in einzelnen Fällen bis auf 0 (vgl. Tabelle 17, S. 269), was bei allseitiger oder Längsreizung nie vorkam. Daraus ergibt sich, daß die Wachstumsunterschiede an den beiden Flanken außerordentlich groß sind. Wenn die vertikale Verlängerung gleich 0 ist, so ist offenbar der Zuwachs an der Konkavseite in diesem Augenblick gleich Null, während er an der Konvexseite gleichzeitig sehr hohe Werte erreicht. Die beiden Wachstumswellen befinden sich augenscheinlich zu diesem Zeitpunkt in entgegengesetzter Phase. Dies erklärt das häufige Auftreten einer rückläufigen positiven Bewegung zwischen zwei negativen Krümmungsbewegungen. Die beiden Wellenzüge schneiden sich, wodurch eine kurze Periode geraden Wachstums eintritt. Diese koinzidiert mit einem Minimum, da am Schnittpunkt nur die absolute Vertikalverlängerung zum Ausdruck kommt. Nun fällt der aufsteigende Ast der Wachstumsbewegung an der bisherigen Konkavseite mit dem absteigenden Ast an der Konvexseite zusammen. Es muß eine Gegenbewegung auftreten und, falls das Spiel noch weiter geht, nach dieser nochmals eine negative Krümmungsbewegung.

Van de Sande Bakhuyzen (1920) hat darauf hingewiesen, daß durch die Krümmung, die von der äußersten Spitze auf immer tiefer gelegene Regionen übergeht, während die oberen

sich wieder geradestrecken, die Reaktionen der einzelnen Zonen getrennt zum Ausdruck kommen. So wie die Krümmungsbewegung, müssen aber auch die Wachstumsreaktionen verschiedener Regionen infolge dieses Fortschreitens in basaler Richtung mehr oder weniger getrennt auftreten. Die Trennung kann keine scharfe sein, die Einzelreaktionen müssen kontinuierlich in einander übergehen, aber durch ihr zeitliches Auseinanderrücken kann doch eine gewisse Periodizität im Wachstums- und Krümmungsverlauf zustandekommen. Auf diese Weise ist vielleicht die Entstehung des wellenförmigen Wachstums aus dem bisher gleichförmigen zu verstehen, wie auch die mit den einzelnen Wellen der geotropischen Wachstumsreaktion so eng verbundenen periodischen Bewegungen der Koleoptile. Die Reaktionen benachbarter Zonen werden durch ihr Ineinandergreifen sich bis zu einem gewissen Grade verstärken; die Bewegungen weiter auseinanderliegender Partien, die sich in entgegengesetzter Phase befinden, müssen einander teilweise kompensieren. So könnte jede Wachstumswelle mit der sie begleitenden Bewegung in der Hauptsache aufgefaßt werden als Summe der Reaktionen einer Anzahl benachbarter Zonen. Zwischenperioden geradlinigen Wachstums könnten eintreten, sobald diese Bewegung kompensiert würde durch die entgegengesetzte einer tiefer gelegenen Region. Das könnte aber nur vorübergehend bei Gleichheit der Phasen der Fall sein, da ja die Amplitude der Wachstumsreaktion und mit ihr die der Bewegungen mit der Entfernung von der Spitze allmählich abnimmt. Maßgebend für den Verlauf der Wachstumskurve und für die Bewegung wäre stets diejenige Region, die gerade am stärksten von der Wachstumsreaktion ergriffen ist.

Wenn in manchen Versuchen nach Perioden relativ gleichmäßigen Wachstums nachträglich nochmals stärkere Schwankungen auftreten, so sind diese wohl mit Nutationen der Koleoptile in Zusammenhang zu bringen. Autonome Oszil-

lationen treten ja auch bei Avena regelmäßig auf; bei ihrer allgemeinen Verbreitung (Pfeffer, 1904, Bd. 2, S. 380) müssen wir vielleicht annehmen, daß das Wachstum in parallelotropen Organen überhaupt in keinem Augenblick allseitig absolut gleichmäßig ist. Abweichungen von der geotropischen Ruhelage, wie sie durch mäßig starke Nutationen hervorgebracht werden, können wohl schon als Reiz wirken. Sie werden eine erneute schwache Geowachstumsreaktion auslösen, die in solchen späten Schwankungen der Wachstumskurve zum Ausdruck kommt.

Wir haben bisher der Einfachheit halber das Wachstum jeder Flanke als etwas Einheitliches behandelt, also nur vom Zusammenwirken von 2 Einzelreaktionen bei der geotropischen Krümmung gesprochen. Nun hat Arisz bereits die Auffassung entwickelt, daß die phototropische Reaktion als Resultante einer ganzen Anzahl von Einzelreaktionen zu betrachten ist, indem jeder der einzelnen Längsstreifen des reizempfindlichen Organs mehr oder weniger selbständig perzipiert und reagiert. Dieser Gedanke findet sich bei van de Sande Bakhuyzen mit der Blaauwschen Theorie zu der Anschauung vereinigt, daß die phototropischen Reaktionen zustande kommen durch die Kombination einer Anzahl einzelner Lichtwachstumsreaktionen. Die Wachstumsvorgänge an den beiden Flanken werden also gleichsam zu Prototypen der Einzelreaktionen jeder Organhälfte. Nachdem die typische Wachstumsreaktion auch nach geotropischer Reizung nachgewiesen ist, steht nichts im Wege, diese Anschauung auf den Geotropismus zu übertragen. Für die allseitige geotropische Reizung liegt sie überdies sehr nahe.

Die Geowachstumsreaktion würde sich also darstellen als eine Summe von ineinandergreifenden Einzelreaktionen. Am einfachsten wäre ihre Entstehung nach längs wirkenden Reizen: die Reizwirkung ist für jeden Längsstreifen während der Dauer der Exposition und für alle Streifen unter einander dieselbe; die erteilten Wachstumsimpulse arbeiten zusammen und führen zu einer einheitlichen

Wachstumsänderung. Bei einseitiger Querreizung erhält ebenfalls jeder Längsstreifen lauter gleichförmige Impulse, die einander verstärken, aber infolge der ungleichen Reaktion in den beiden Organhälften wirkt die Differenz der Wachstumsänderungen bestimmend. Dadurch kommen, wie oben auseinandergesetzt wurde, viel stärkere Schwankungen zustande, weshalb nach einseitiger Reizung die größten Beschleunigungen auftreten. Nach allseitiger Querreizung endlich empfängt jeder Längsstreifen des Organs eine Summe ungleichartiger Impulse, weil in jedem Augenblick der maximale Reizzustand einem andern Streifen zukommt. Die verschiedenen Impulse müssen sich nicht nur in ihrer Krümmungswirkung kompensieren, sondern teilweise auch in ihrem Wachstumseffekt durchkreuzen und abschwächen. Es muß also auch hier die resultierende Wachstumsreaktion schwächer sein als nach einseitiger Querreizung.

Wenn wir in dieser Weise die Wachstumsänderung auffassen als die Summe einer Reihe von Einzelreaktionen, so ergibt sich eine bisher noch nicht berücksichtigte Konsequenz. Bei der Rotation am Klinostaten sind die Einzelreize tropistischer Natur, folglich müssen wir dasselbe für die Einzelreaktionen annehmen. Wir könnten also streng genommen den Klinostatenversuchen keine direkte Beweiskraft zusprechen für die Anschauung, daß die Wachstumsreaktion der primäre Vorgang und die tropistische Krümmung erst eine sekundäre Erscheinung ist; denn wie Lundegårdh (1919) gegen Blaauws Folgerungen für den Phototropismus geltend macht, läßt sich unter diesen Voraussetzungen mit gleicher Berechtigung die Wachstumsreaktion als bloße Begleiterscheinung betrachten. Die gleiche Wachstumsreaktion wie nach allseitiger Reizung tritt aber auch nach der Einwirkung von längs angreifenden Kräften auf. Wenn hier allfällige Nutationen während der Reizung eine leichte tropistische Induktion hervorrufen würden und diese erst die Wachstumsreaktion zur Folge hätte, so müßte diese, abgesehen von geringerer Stärke, auch den

Charakter der Wachstumskurven bei tropistischer Bewegung tragen. Da sie aber einen typisch davon verschiedenen Verlauf nimmt, so kann wohl von einer tropistischen Wirkung nicht die Rede sein, die Wachstumsänderung erscheint hier getrennt von jedem Krümmungsbestreben. Damit ist aber ihre Unabhängigkeit von einseitig, d. h. tropistisch wirksamen Reizen erwiesen. Wir haben somit in der Wachstumsreaktion auf längswirkende Massenimpulse einen Beweis für die Berechtigung der Auffassung, daß die Wachstumsreaktion die grundlegende Erscheinung, nicht nur den Mechanismus der geotropischen Krümmug repräsentiert. Sodann zeigt aber auch ihr Auftreten nach allseitiger Reizung, daß die tropistische Induktion dabei ohne Belang ist. Wäre diese ausschlaggebend, so müßten sich die Wachstumsreaktionen der einzelnen Längsstreifen genau so kompensieren, wie ihre Krümmungsbestrebungen oder zum mindesten stark abgeschwächt erscheinen. Da dies nicht der Fall ist, behalten auch diese Versuche ihre Beweiskraft.

---

6. Die Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit bei der Schwerewachstumsreaktion.

Nachdem uns im vorigen Abschmitt vorwiegend die Wellenform der Wachstumsreaktion beschäftigte, bleibt nun noch die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit zu besprechen, die sich in einer Beschleunigung oder Verzögerung äußert.

Ein einheitliches Resultat fand sich zunächst bei einseitig quer angreifenden Kräften. (Vgl. Tabelle 25 und 26.) Die Krümmungsbewegung ist — mit ganz wenigen Ausnahmen — von einer Wachstumsförderung begleitet, die auch in der 3. und 4. Stunde nach der Reizung noch sehr ausgeprägt ist. Bei Reizmengen von 10 und 20 g-Minuten kann sie in den ersten 2 Stunden auf über 100% ansteigen. Von der 5. Stunde ab ist ein deutlicher Rückgang zu verzeichnen: an

Stelle der Förderung tritt eine lang andauernde Wachstumshemmung, welche von diesem Zeitpunkte an den aufsteigenden Ast der großen Periode beherrscht. Genau dieselbe Gesamtwirkung hat die invers angreifende Schwerkraft (vgl. Tabelle 31) mit dem einzigen Unterschied, daß die Beschleunigungen der ersten 4 Stunden nur eine maximale Höhe von etwa 50% erreichen.

Die Rotation am Klinostaten mit allseitiger und antagonistischer Reizung (Tabelle 8, 13, 16) führte zu dem auffallenden Resultat, daß kurze Expositionen eine anfängliche Wachstumshemmung zur Folge hatten, längere dagegen eine Förderung. In den späteren Stunden scheint durchwegs eine Hemmung einzutreten. Die Grenze zwischen diesen beiden Reaktionsweisen liegt für allseitig quere Reizung bei etwas höherer Reizdauer, als wenn die Schwerkraft abwechselnd längs und quer angreift.

Etwas Analoges finden wir bei Einwirkung verschieden großer Schleuderkräfte in der Inversrichtung. Auch hier ist das Resultat verschieden je nach der Höhe der Kräfte, nur daß umgekehrt die größten Kräfte es sind, die eine Wachstumshemmung hervorrufen, während kleinere eine Förderung zur Folge haben.

Die Versuche mit längs normal angreifenden Fliehkräften ergaben eine wellenförmige Wachstumskurve ohne ausgeprägte Hemmung oder Förderung.

Als gemeinsames Ergebnis all dieser Versuche zeigt sich die Tendenz zu einer Wachstumshemmung in den späteren Stunden nach der Reizung, soweit Daten darüber vorliegen. Die ursprüngliche Wachstumsänderung geht in der Mehrzahl der Fälle nach bestimmter Zeit in ihr Gegenteil über; wir hatten diese nachträgliche Verzögerung als 2. Phase der Wachstumsreaktion angesprochen, speziell im Hinblick auf die Resultate der Inversreizung. Eine ähnliche Aufeinanderfolge von Wachstumsförderung und -hemmung oder umgekehrt, zeigt sich auch in der Lichtwachstumsreaktion.

Vogt konstatierte als Hauptresultat der Belichtung eine Wachstumsförderung, der erst später die bekannte Hemmung folgt. Sierp (1918, 1920) fand bei länger ausgedehnten Messungen ebenfalls, daß die wachstumshemmende Wirkung des Lichtes stets durch eine vorübergehende Förderung eingeleitet wird, und daß umgekehrt auch der Wachstumsförderung nach Verdunkelung eine Beschleunigung vorangeht. Der fördernde und der hemmende Faktor, aus deren Zusammenwirken er den Verlauf der großen Wachstumsperiode bei der Haferkoleoptile ableitet, sind also auch hier vorhanden und beherrschen offenbar, ähnlich wie bei der Wirkung von Licht und Temperatur, die Änderung der Wachstumsschnelligkeit. Es wäre interessant festzustellen, ob der Schwerereiz auch die Wachstumsdauer der Koleoptile beeinflußt und das Maximum der großen Periode in ähnlicher Weise verschiebt wie das Licht. Letzteres könnte auf Grund der fast ausnahmslos auftretenden Wachstumshemmung der späteren Stunden gefolgert werden. Ebenso ist zu vermuten, daß auch bei Dauerreizung die charakteristische Folge von Wachstumsförderung und -hemmung auftreten würde. Möglicherweise ist diese aber an die große Periode des Wachstums gebunden und nur als Ausdruck einer Gleichgewichtsverschiebung zwischen dem die Periode bedingenden, fördernden und hemmenden Faktor zu betrachten. Vergleichende Untersuchungen an andern Objekten müßten darüber Aufklärung bringen.

Daß bei früheren Untersuchungen, ausgenommen denjenigen über die Wirkung der Inverslage, kein Wachstumseffekt gefunden wurde, liegt einerseits zweifellos an den viel zu langen Messungsintervallen, durch welche die wellenförmigen Schwankungen des Wachstums nicht zur Beobachtung kamen. Anderseits wäre es wohl denkbar, daß bei Objekten mit weniger scharf ausgeprägter großer Periode Wachstumsförderung und -hemmung einander ungefähr kompensieren würden, so daß tatsächlich keine Änderung des Gesamtzuwachses aufträte. Jedenfalls lassen sich bei der verschiedenartigen Ge-

staltung der Wachstumsreaktion bei verschiedenen Objekten Einzelheiten der Ergebnisse nicht verallgemeinern.

Hierher gehört auch Giesenhagens (1901) Beobachtung, daß geotropisch gereizte Charawurzeln eine Wachstumshemmung zeigen und erst nach 3 bis 4 Stunden die ursprüngliche Wachstumsgeschwindigkeit wieder erreichen. Hier lägen also genau umgekehrte Verhältnisse vor wie bei der Haferkoleoptile: an Stelle der ungefähr 4stündigen Wachstumsförderung eine 3—4stündige Hemmung. Das läßt vermuten, daß die Schwerewachstumsreaktion bei positiv geotropischen Organen in entgegengesetztem Sinne verläuft wie bei negativ geotropischen. Die Frage bleibt noch näher zu untersuchen.

Die besonders starke Wachstumsförderung nach einseitiger Querreizung gegenüber allseitiger und antagonistischer Induktion ist wohl zu erklären aus der im vorigen Abschnitt erläuterten, verschiedenartigen Wirkungsweise dieser Reizungen: im einen Fall eine Summe ungleichförmiger bzw. antagonistischer Reize und einander durchkreuzender Einzelreaktionen; im andern Fall lauter gleichartige, einander verstärkende Impulse, die infolge ihrer Polarität die Wachstumsänderung noch ausgeprägter auftreten lassen. Dank der starken Ausschläge der Wachstumsreaktion kann auch eine größere Beschleunigung zustande kommen. Aus dem gleichen Grunde wird die allseitig gleichmäßige, ruhigere Wachstumsreaktion nach Inversreizung nur zu einer geringeren Wachstumsförderung führen.

Für die Unterschiede im Erfolg der verschieden langen Rotation am Klinostaten vermag ich einstweilen keine Erklärung zu geben. Wo größere Fliehkräfte, längs normal oder invers angreifend, eine Wachstumshemmung hervorrufen, sind neben der Möglichkeit einer Gegenreaktion vielleicht auch hemmende Wirkungen des Schleuderns zu berücksichtigen. Solche könnten auf Zustandsänderungen der Plasmakolloide in den reizempfindlichen Zellen infolge der Druckwirkung beruhen, wenn wir mit Grafe (1920) derartige Wirkungen bei der Reizperzeption in Rechnung ziehen wollen.

7. Bemerkungen zur Wirkung der Längskraft.

Die Untersuchungen von Riss über die hemmende Wirkung der Längskraft auf die geotropischen Vorgänge sind meines Wissens bisher noch nicht nachgeprüft worden. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion müßte uns ein Mittel in die Hand geben, diesen Einfluß der Längskraft auf anderem Wege festzustellen. Denn wenn er sich in einer Hemmung der geotropischen Krümmung äußert, so muß selbstverständlich auch die zur Krümmung führende Geowachstumsreaktion mehr oder weniger stark beeinträchtigt erscheinen. Eine solche Hemmungswirkung sahen wir bereits bei größeren, längs normal angreifenden Schleuderkräften auftreten, ebenso beim Zusammenwirken von kleinen Fliehkräften mit allseitig angreifender Schwerkraft (S. 288). Etwas widersprechende Verhältnisse fanden wir bei den Schleuderversuchen mit quer einwirkenden Kräften. Gegenüber den geotropischen Versuchen war zwar eine geringere Wachstumsförderung festzustellen; aber die kleinste Beschleunigung ergab sich beim Schleudern um die horizontale Achse, also ohne Mitwirkung der Längskraft. Ich habe S. 268 darauf hingewiesen, daß bei horizontaler Achsenstellung durch die wechselnde Angriffsrichtung der einwirkenden Kraft eine ähnliche Reizwirkung zustande kommen muß wie bei der Drehung am Klinostaten, nur kombiniert mit tropistischer Wirkung. Wenn nun die Angriffsrichtung der Kraft zwischen zwei extremen Lagen hin- und herpendelt, so findet keine ganz streng einseitige Induktion statt. Wir haben auch hier einander zum Teil kreuzende und dadurch abschwächende Einzelreaktionen. Bei vertikaler Stellung der Achse dagegen wirkte die Kraft während der ganzen Dauer der Reizung in genau gleicher Richtung. Wenn durch die wechselnde Angriffsrichtung der Querkraft der Wachstumseffekt in ähnlichem Maße verringert würde, wie durch die Längskraft, so wäre das unerwartete Resultat der verschiedenen Schleuderversuche verständlich und würde der Annahme einer Hemmungswirkung der Längskraft nicht mehr widersprechen.

Die Frage der Längskraft führt uns weiter zum Problem

der Klinostatenwirkung. Bremekamp (1915) hat bereits aus der Hemmungswirkung der Längskraft gefolgert, daß Riss' Beobachtungen über die Wirkungslosigkeit eines allseitigen Schwerereizes auf die Empfindlichkeit gegenüber einem nachfolgenden einseitigen Reiz nicht richtig sein können. Wie seine Versuche gezeigt haben, ist die Reaktion auf den einseitigen Schwerereiz stärker, wenn ihm eine allseitige Reizung am Klinostaten vorangegangen ist, als wenn die Pflanze vorher in vertikaler Stellung der längswirkenden Schwerkraft ausgesetzt war. Damit steht das Auftreten einer Schwerewachstumsreaktion nach Rotation am Klinostaten in bestem Einklang. Diese bringt den Einfluß des allseitig gleichmäßigen Schwerereizes unmittelbar zum Ausdruck. Wenn auf dem Klinostaten Nachwirkungskrümmungen früher einsetzen und intensiver werden, so dürfte dabei dieser Einfluß, neben der Ausschaltung der geotropischen Gegeninduktion, eine Rolle spielen, da ja bei längerer Rotation die allseitig angreifende Schwerkraft zunächst im Sinne einer Wachstumsförderung wirkt. Dieser Umstand ist bei Verwendung des Klinostaten jedenfalls in Rechnung zu ziehen.

Wenn wir nach der Rotation am Klinostaten eine Wachstumsreaktion auftreten sehen, so liegen für die Entstehung derselben zwei Möglichkeiten vor: als Reiz kann entweder die allseitig quer angreifende Schwerkraft oder aber die Aufhebung der hemmenden Längskraft wirksam sein. Riss zieht aus ihren Versuchen mit intermittierender Reizung, bei denen ein Teil der Pflanzen in den Pausen am Klinostaten rotiert wurde, die Folgerung, daß die Aufhebung der Längskraft die Unterschiede in der Reaktionsstärke hervorruft, nicht die Rotation als solche. Noll (1892) dagegen faßte bereits bei seiner Diskussion der Klinostatenwirkung die Möglichkeit ins Auge, daß bei langsamer Rotation radiärer Organe eine allseitige Reaktion sich geltend machen kann. Ich bin bei der Bewertung der Klinostatenversuche von der Annahme ausgegangen, daß die allseitige Reizung Ursache der Wachstumsreaktion sei. Für die Ent-

scheidung dieser Frage möchte ich an die S. 288 besprochenen Schleuderversuche 23 bis 24a erinnern, bei denen eine Kraft von 1 (—1,6) g, bzw. 1 (—1,9) g in der Längsrichtung einwirkte, außerdem aber die abwechselnd längs und quer angreifende Schwerkraft. Hier haben wir den Fall, daß neben der Längskraft eine allseitig einwirkende Kraft zur Anwendung kam. (Wir sahen, daß der Wachstumseffekt kein prinzipiell verschiedener ist, ob die Rotation in der einen oder anderen Richtung erfolgt.) So kann für die hier auftretende Wachstumsreaktion einzig die allseitig angreifende Schwerkraft verantwortlich gemacht werden. Daß die auf die Basis der Koleoptile einwirkende Längskraft etwas höher als g war, kann bei dem geringen Unterschied nicht von Einfluß gewesen sein. Andererseits sahen wir, daß diese Reaktion schwächer ist als nach allseitiger Reizung ohne Mitwirkung der Längskraft. Daraus möchte ich schließen, daß wahrscheinlich beide Faktoren bei der Drehung am Klinostaten wirksam sind, die Aufhebung der hemmenden Längskraft sowohl wie die allseitig quer angreifende Schwerkraft. Doch bedürfen diese Versuche schon ihrer geringen Zahl wegen noch der Bestätigung durch weitere Beobachtungen.

---

8. Beziehungen zwischen Phototropismus und Geotropismus.

Zwischen der Schwerewachstumsreaktion und der Lichtwachstumsreaktion bei *Avena sativa*, wie sie sich aus Sierps Untersuchungen (1921) ergibt, herrscht eine erfreuliche Übereinstimmung. Von den beiden Komponenten derselben erscheint in beiden Fällen die Änderung des Zuwachses konstanter, die Wellenform erweist sich im einzelnen als sehr variabel. Bei den Versuchen mit längs normal einwirkenden Fliehkräften scheint auch bei der Schwerewachstumsreaktion der Fall realisiert, daß allein das wellenförmige Wachstum ohne deutliche Veränderung des Gesamtzuwachses auftritt.

Auf Grund der Wachstumsreaktionen erklärt sich nun ohne

weiteres die Summation von phototropischen und geotropischen Einzelreizen, die Bremekamp (1915) beschreibt. Da beide Erregungen zu einer Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit führen, so können diese beiden gleichartigen Reaktionen einander unmittelbar verstärken. Der wellenförmige Verlauf in beiden Fällen erleichtert auch die Vorstellung, warum die Addition der beiden Impulse in bestimmter Weise erfolgen muß. Bremekamp erreichte sie, indem er die beiden Reize in bestimmtem Abstand nacheinander einwirken ließ, während Rutten-Pekelharings Versuche mit gleichzeitiger Induktion resultatlos verlaufen waren. Die Summation kommt nur zustande, wenn die Höhepunkte beider Reaktionen zusammentreffen. Das bedeutet, daß die beiden Wachstumswellen in gleicher Phase zusammentreffen müssen, um sich zu summieren und nicht gegenseitig auszulöschen.

In derselben Weise wird die kreuzweise Beeinflussung von geotropischer bzw. phototropischer Reaktion durch allseitige phototropische bzw. geotropische Reizung (Clark, 1913; Bremekamp, 1915) verständlich als eine Summation von Wachstumserfolgen, ebenso die Kompensation von antagonistisch wirkenden Licht- und Massenimpulsen, wie sie Guttenberg (1908) und Sperlich (1915) erzielten.

Fragen wir nun, in welchem Umfang diese Ergebnisse Blaauws Theorie des Phototropismus zu bestätigen vermögen. Die Bedeutung der Wachstumsreaktion als primäre Reizreaktion erscheint außer Zweifel, ebenso ihre ungleichseitige Entwicklung nach tropistischer Reizung. Es ließe sich vielleicht sogar ein allgemeiner Zusammenhang zwischen ihrem Auftreten und dem Zustandekommen von Wachstumskrümmungen vermuten. Außer Sierps Feststellungen einer Wachstumsreaktion nach Stoßreiz und Einwirkung von Narkotika liegen Angaben von Bose (1917) vor, der mit Hilfe eines stark vergrößernden Crescographen gesetzmäßige Änderungen der Zuwachsgrößen nach den verschiedensten Reizungen tropistischer und nastischer Natur an ganz

verschiedenen Objekten beobachtete. Aber während sich beim Phototropismus die Ungleichseitigkeit der Wachstumsreaktion, die ja Bedingung der Krümmung ist, ungezwungen auf die ungleichen Energiemengen zurückführen läßt, welche die beiden Flanken des Organs empfangen, so versagt diese Erklärung beim Geotropismus. Hier handelt es sich nicht um verschiedene Energiemengen, die den antagonistischen Seiten zugeführt würden, sondern um eine veränderte Polarität gegenüber der Richtung einer konstanten, stetig wirkenden Kraft. Auf welche Weise dabei die ungleichen Wachstumsreaktionen der beiden Flanken zustande kommen, ist noch eine ungelöste Frage.

Die Erscheinung der Schwerewachstumsreaktion bildet deshalb wohl eine Stütze für Blaauw's Theorie, soweit diese die Wachstumsreaktion in ihrer Bedeutung als Grundlage der tropistischen Krümmung betrifft. Seine Auffassung der Entstehung der ungleichseitigeu Wachstumsreaktion aber läßt sich nicht auf den Geotropismus übertragen. Diese Frage hängt aufs engste mit derjenigen nach dem Zustandekommen der Wachstumsreaktion überhaupt zusammen, d. h. mit der Frage nach der Beeinflussung des Wachstums durch den Lagereiz, und weiterhin mit der Frage der Reizperzeption.

Auch dafür müssen beim Geotropismus andere Wege gesucht werden, als Blaauw sie für die Erklärung der Lichtperzeption eingeschlagen hat. Eine direkte Einwirkung der Schwerkraft auf die Wachstumsvorgänge, wie sie der direkten photochemischen Wirkung des Lichtes entsprechen würde, ist nicht denkbar. Zweifellos müssen sich noch eine Reihe von Zwischenprozessen einschieben. Die weitgehende Ähnlichkeit zwischen den beiden Erscheinungsreihen läßt aber doch vermuten, daß ihnen kein grundsätzlich verschiedener Modus der Reizperzeption zugrunde liege. Wir werden nach einer Erklärung für die Entstehung der Wachstumsreaktionen suchen müssen, die ihrem Auftreten nach verschiedenartigen Reizen gerecht werden könnte.

Auch Bose (1917) leitet die tropistischen Bewegungen, wie auch die nastischen, aus den Wachstumsreaktionen ab, aber in anderer Weise als Blaauw. Ein direkter, d. h. das reizempfindliche Gewebe direkt treffender Reiz soll eine Hemmung des Wachstums auslösen, ein indirekter, d. h. zugeleiteter Reiz eine Förderung. Da die Vorderseite eines einseitig belichteten Organs direkt gereizt wird, die Rückseite indirekt, so sollen antagonistische Wachstumsreaktionen auftreten, die zur Krümmung führen. Auch diese Auffassung läßt sich nicht auf den Geotropismus übertragen, da vom Lagereiz doch beide Flanken direkt getroffen werden. Außerdem ist dabei zu berücksichtigen, daß es sich bei Boses Messungen nur um wiederholte Stichproben der Wachstumsgeschwindigkeit handelt, die offenbar sehr exakt sind, aber kein zusammenhängendes Bild des Wachstumsverlaufs während einiger Stunden zu geben vermögen, was doch gerade wesentlich wäre. Soweit sich ersehen läßt, kommt nur der Anfang der Wachstumsreaktion zur Darstellung, wodurch die Dinge einfacher erscheinen, als sie in Wirklichkeit sein dürften. Immerhin wäre das Prinzip der direkten und indirekten Reizung, das Bose aufstellt, wohl einer näheren Prüfung wert.

---

9. Theoretisches zum Zustandekommen der Schwerewachstumsreaktion.

Die Frage, in welcher Weise die so weitgehend übereinstimmenden Licht- und Schwerewachstumsreaktionen zustande kommen, deckt sich mit der allgemeineren, wie die Einheitlichkeit der tropistischen Reaktionen zu erklären ist. In der Literatur finden sich verschiedene Betrachtungen, welche über das bisherige Auskunftsmittel des für die verschiedensten Reize empfindlichen Protoplasmas hinaus nach genauer faßbaren, physikalisch-chemischen Zusammenhängen forschen.

Bremekamp berücksichtigt in seiner Theorie des Phototropismus (1918) den Parallelismus zwischen geotropischen und phototropischen Prozessen. Seine Photo- und Geotroponen,

die kleinsten Teilchen, welche unter dem Einfluß von Licht und Schwerkraft eine tropistische Reaktion zustande bringen und infolge der Reizwirkung in den antagonistischen Hälften des Organs in ungleicher Anzahl auftreten sollen, können uns aber in der Frage nach der Entstehung einer Wachstumsreaktion nicht weiter führen.

Sehr beachtenswert sind Grafes Gedankengänge (1920). Er führt Reizempfindlichkeit und Erregungsleitung bei den Pflanzen auf Störungen des stationären Gleichgewichtes in den Zellen infolge von Quellungs- und Entquellungserscheinungen der Plasmakolloide zurück. Die Lokalisierung der Reizempfindlichkeit in der Wurzelspitze erklärt er durch den hohen Kolloidgehalt der plasmareichen embryonalen Zellen. Zustandsänderungen der Plasmakolloide infolge von Druckwirkungen sollen zur Erklärung der Geoperzeption herangezogen werden. Auf diesem Gebiet könnten vielleicht Analogien zu einer photochemischen Theorie der Lichtperzeption gesucht werden, da auch die chemisch wirksamen Strahlen gewisse Zustandsänderungen in dispersen Systemen (Koagulation von Eiweißstoffen) herbeizuführen vermögen.

Small hatte durch Messung des elektrischen Widerstandes an Wurzelspitzen von *Vicia Faba* (1917, 1918) gefunden, daß die Plasmapermeabilität bei geotropischer Exposition mit dem Sinus des Neigungswinkels wächst und knüpft an den daraus abgeleiteten Zusammenhang der elektrischen Leitfähigkeit mit der geotropischen Reaktion eine Theorie des Geotropismus (1920) an. Aus hypothetischen Potentialdifferenzen zwischen der Ober- und Unterseite der Zellen der reizbaren Region will er die Entstehung von Aktionsströmen wahrscheinlich machen, deren Richtung die ungleiche Reaktion der antagonistischen Flanken erklären soll. Die Fundierung dieser Theorie erscheint sehr wenig befriedigend. Trotzdem verdient vielleicht doch ihr Grundgedanke Beachtung. Denn nach Bose (1920) zeigt die Oberseite eines geotropisch gereizten Stengels eine mit dem Sinus des Neigungswinkels wachsende Veränderung

der elektrischen Leitfähigkeit. Ebenso ist das Auftreten elektrischer Ströme in Verbindung mit Variationsbewegungen bereits nachgewiesen .

An elektrische Prozesse knüpft auch Stoppel (1920) an. Sie sieht in Beziehungen derselben zu verschiedenen physiologischen Vorgängen einen Gesichtspunkt, der letzten Endes eine einheitliche Auffassung aller Lebenserscheinungen ermöglichen könnte. Die Anwendung dieser Anschauung auf geotropische und phototropische Vorgänge, die von ihr kurz skizziert wird, scheint mir einen Weg zum Verständnis dieser beiden und eventuell auch weiterer Wachstumsreaktionen zu weisen. Hier kann es sich nur um den Versuch handeln, einige Richtlinien dafür zu zeichnen, in welcher Weise sich die Entstehung der Geowachstumsreaktion kausal verstehen ließe. Für die physikalisch-chemischen Fragen sind die zusammenfassenden Werke von Höber (1914), Eichwald und Fodor (1919), Bechhold (1920), Bernstein (1912) und Freundlich (1909) benutzt worden.

Wir haben in den Pflanzenzellen komplizierte Systeme vor uns, bei denen eine Reihe von Möglichkeiten für die Entstehung elektrischer Potentialdifferenzen gegeben sind. Solche können bedingt sein durch die im Zellsaft gelösten Elektrolyte, welche die Bildung von Kontaktelektrizität veranlassen, sei es durch Berührung zweier verschiedenartiger Elektrolyte, sei es durch ungleich starke Konzentration desselben Elektrolyten an verschiedenen Stellen der Zelle. Vor allem aber ist das Protoplasma Sitz von Potentialsprüngen und zwar in sehr ausgedehntem Maße infolge seiner riesigen Oberflächenentwicklung. Hier handelt es sich teils um ein Adsorptionspotential an den plasmatischen Grenzflächen infolge der ungleichen Adsorbierbarkeit verschiedener Ionen, teils ist es die Semipermeabilität der Plasmamembranen, die zu einer ungleichen Ionenverteilung führt. In allen diesen Fällen entsteht eine elektrische Doppelschicht infolge der elektrostatischen Kräfte zwischen den beiden Ionenarten, die eine vollständige

Trennung derselben verhindern. Da endlich feste Substanzen, wie auch fein verteilte schwer lösliche Stoffe, unter dem Einfluß von Elektrolyten gegenüber dem Wasser und anderen Flüssigkeiten ein bestimmtes Grenzpotential annehmen — nach Freundlich handelt es sich auch hier um ein Adsorptionspotential — so sind auch die Zelleinschlüsse, vor allem die Stärkekörner, als Träger einer bestimmten Ladung zu betrachten.

Werden nun diese elektrischen Doppelschichten mechanisch auseinander gerissen, so entstehen elektromotorische Kräfte, die mechanische Energie wird in elektrische umgewandelt. Jedes Sinken von Teilchen in einer Flüssigkeit ruft elektrische Ströme hervor. Dieser Fall tritt ein bei Lageänderungen des geotropisch reizbaren Organs. Alle im Protoplasma suspendierten Teilchen erleiden dabei eine Verschiebung. Es fragt sich nur, ob diese so groß ist, daß sie die elektrostatischen Kräfte zwischen den Doppelschichten zu überwinden vermag. Für die großkörnige Statolithenstärke dürfte dies wohl der Fall sein. Gerade die langsame Loslösung der Stärkekörner aus der plasmatischen Hautschicht, wie sie sich bei mikroskopischer Beobachtung zeigt (vgl. Zollikofer, 1918) könnte darauf hindeuten, daß dabei ein Widerstand überwunden wird, eben die elektrostatischen Anziehungskräfte zwischen den beiden Schichten. Die Bedeutung der Statolithenstärke läge dann darin, daß ihre Umlagerung Veranlassung zur Entstehung elektrischer Ströme gäbe. Außerdem wäre es wohl denkbar, daß infolge der veränderten Druckwirkung Entquellungserscheinungen in den Plasmakolloiden im Sinn von Grafes Anschauungen hinzukämen, welche ein weiteres Freiwerden von Ionenelektrizität herbeiführen würden. Das Auftreten elektrischer Ströme und der damit verbundene Ionentransport muß auf das chemische Gleichgewicht der Zelle von Einfluß sein. Weiterhin kann er durch Störung des elektrischen Gleichgewichts an den Plasmamembranen zur Entwicklung lokaler Membranströme führen, welche ihrerseits elektroosmotische Vorgänge zur Folge haben.

Durch solche Prozesse können die chemischen Umsetzungen bedingt sein, welche als Begleiterscheinungen der geotropischen Reaktion beobachtet worden sind. Es ist interessant, daß Schley (1920) in ihrer neuesten Untersuchung über die Vorgänge im geotropisch gereizten Sproß folgende Reihenfolge feststellt: 1. erhöhte Atmung, 2. erhöhte Azidität, 3. erhöhter Turgor, 4. Abnahme der Polysaccharide und Zunahme der hydrolisierbaren Zucker an der Konvexseite. Nathansohns Atmungstheorie (1919) könnte einen Fingerzeig geben, wie das Auftreten der erhöhten Atmung in diesem Zusammenhang zu verstehen ist. Nathansohn führt die Atmung der Pflanzen auf stenolytische Wasserzersetzung an den semipermeablen Plasmamembranen mit Hilfe der Membranströme zurück, wobei der elektrolytisch erzeugte Sauerstoff als wirksames Agens für die Oxydation von Traubenzucker und verschiedenen Säuren auftritt, während der Luftsauerstoff nur den naszierenden Wasserstoff bindet. Wird nun durch die geotropische Reizung das physikalische Gleichgewicht in den Zellen gestört, so könnten die dadurch erzeugten elektrischen Ströme eine Erhöhung des oxydativen Stoffwechsels hervorrufen, wodurch die Atmungssteigerung als Anfangsglied der Reaktion erklärt wäre. Die Turgoränderung kann eine unmittelbare Folge der Veränderung des chemischen Gleichgewichts durch den Ionentransport sein. Sie kann aber auch hervorgerufen sein durch die Permeabilitätsänderung der Plasmamembranen, die ihrerseits beeinflußt werden durch die sie umspülenden Stoffe, so daß auch die Permeabilitätsänderungen mit der Ionenwanderung im Zusammenhang stehen können. Es hängt wohl mit der entgegengesetzten Reaktion von Wurzel und Sproß zusammen, daß in der geotropisch gereizten Wurzel die Permeabilität wächst (Small), im Stengel dagegen abnimmt (Schley). Diese Veränderungen des physikalisch-chemischen Gleichgewichts in den Zellen werden zweifellos einen Einfluß auf das Wachstum ausüben. Von Stålfelt (1919) ist auch bereits gezeigt worden, daß durch ganz schwache

elektrische Ströme die Zahl der Kernteilungen stark gesteigert wird. Es braucht nur ein lokales Auftreten dieser Erscheinungen angenommen zu werden, um das Zustandekommen einer ungleichseitigen Wachstumsänderung daraus abzuleiten. Es scheint nicht unmöglich, daß die Richtung eines Aktionsstromes dabei maßgebend sein könnte für die ungleiche Reaktion der beiden Flanken — die Permeabilität wächst nach Small an der Unterseite der geotropisch gereizten Wurzel stärker als an der Oberseite, während nach Bose (1920) nur die Oberseite eines horizontal gelegten Stengels eine geoelektrische Reaktion aufweist — nur dürfte der Aktionsstrom auf kompliziertere Weise zustande kommen, als es Small in seiner Theorie annimmt.

Es wäre interessant, von diesem Gesichtspunkt aus die bisher wenig beachteten Versuche von Piccard (1904) zu wiederholen, in denen er am Klinostaten durch die Anziehungs- oder Abstoßungskraft eines elektrischen Konduktors Wurzelkrümmungen in der Richtung der einwirkenden Kräfte erzielte. Sollte es sich bestätigen, daß ein geotropisch reizbares Organ tatsächlich in seiner Krümmungsrichtung durch elektrische Anziehungs- oder Abstoßungskräfte beeinflußt wird — Piccards Versuche sind zu wenig eindeutig, um die Frage zu entscheiden —, so könnte dies für einen Zusammenhang der Geoperzeption mit elektrischen Vorgängen in der Pflanze sprechen.

Was die Reizwirkung des Lichtes anbetrifft, so hat Stoppel bereits gezeigt, wie auch diese sich unter den gleichen Gesichtspunkt einordnen läßt. Hier sei nur noch auf die analoge Permeabilitätsänderung der Plasmamembranen durch Licht (Tröndle, 1910) wie durch Schwerkraft (Small, 1918) hingewiesen. Der innere Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen wäre gefunden, wenn sich auch die Reizwirkung des Lichts auf elektrische Prozesse zurückführen ließe. Die Permeabilitätserhöhung durch das Licht würde sich dann als Begleiterscheinung der Lichtwachstumsreaktion darstellen.

In der Frage der Wachstumsreaktionen spielt der periodische Wechsel von Beschleunigung und Verzöge-

rung des Wachstums eine so große Rolle, daß wir uns vor das weitere Problem gestellt sehen: wie kommt diese Periodizität zustande? Wir suchten die Schwankungen, welche die charakteristische Wellenform des Wachstums bedingen, zu verstehen aus dem Zusammenwirken der Wachstumsreaktionen der einzelnen Zonen. Das setzt voraus, daß jede Einzelreaktion sich darstellen würde als eine Wachstumswelle aus einem Wellenberg und einem Wellental, wie es sich tatsächlich aus den bisherigen Untersuchungen vermuten läßt. Van de Sande Bakhuyzen will diese Wellenform der Lichtwachstumsreaktion für eine einzelne Zone auf zwei entgegengesetzte Reaktionen zurückführen: die Wachstumshemmung wäre als Folge der Belichtung, die anschließende Beschleunigung als Folge der Wiederverdunkelung zu betrachten. Diese Erklärung versagt aber bei der Reaktion auf Dauerreizung, wo die Geradestreckung der oberen Zonen ohne Aufhebung des Reizes erfolgt.

Vielleicht könnten zum Verständnis dieser Periodizität in den Wachstumsreaktionen tiefer liegende Vorgänge herangezogen werden. Nach Fröhlich (1912) sind „bei allen Formen lebendiger Substanz die physikalischen Bedingungen für eine rhythmische Reizbeantwortung gegeben", und zwar ist „der Eigenrhythmus, mit dem eine lebende Substanz einen sie treffenden Reiz beantwortet, in erster Linie durch ihre Polarisierbarkeit bedingt". In gleicher Weise, wie eine Polarisationszelle unter bestimmten Bedingungen sich rhythmisch entladet, so sind nach Fröhlich auch in den Zellen des Organismus „Eigenschwingungen" zu vermuten auf Grund der dort auftretenden elektrischen Doppelschichten, sobald die lebendige Substanz elektrisch gereizt wird. Die Bildung solcher Doppelschichten an Membranen und das Auftreten von Membranströmen an denselben hat Bernstein in seiner Membrantheorie eingehend begründet. Auch die nur langsame Diffusion, welche Bedingung ist, um die Periodizität der Entladung hervortreten zu lassen, findet sich in der lebenden Zelle verwirklicht durch die Anwesenheit der Plasmakolloide. Alle diese

Voraussetzungen sind auch in der pflanzlichen Zelle gegeben. Wenn wir annehmen, daß der Schwerereiz in der oben angedeuteten Weise zur Entstehung elektrischer Ströme führen kann, so ist damit auch die Auslösung von „Eigenschwingungen" in den Zellen als prinzipiell möglich zu denken. Der Rhythmus in den kapillarelektrischen Erscheinungen müßte allerdings viel langsamer sein als in tierischen Zellen; bei den Unterschieden in der Erregungsleitung und Reaktionsgeschwindigkeit erscheint dies aber selbstverständlich.

Auch chemische Prozesse könnten an der Entstehung einer Periodizität beteiligt sein. Bredig (1908/09) hat auf die Analogie gewisser periodischer Reaktionen, wie die katalytische H_2O_2—Zersetzung an Quecksilberoberflächen, mit physiologischen Vorgängen hingewiesen und sucht den Zusammenhang in katalytischen Einflüssen mit periodischem Verlauf, die in beiden Erscheinungsreihen wirksam sein könnten. Solche Einflüsse könnten auch in den Pflanzenzellen auftreten und einem an sich kontinuierlich verlaufenden Prozeß einen rhythmischen Charakter erteilen.

All diese Gedankengänge sind einstweilen rein hypothetischer Natur und harren noch der Bestätigung durch weitere Forschungen. Sollte es gelingen, experimentell die Reaktion auf Schwere- und Lichtreiz zurückzuführen auf elektrische Vorgänge in den Zellen der reizempfindlichen Region, und weiterhin den Einfluß dieser elektrischen Prozesse auf das Wachstum nachzuweisen, so wäre der Ring geschlossen. Bis dahin ist aber noch ein weiter Weg. Jedenfalls würde die Zusammenfassung der Reizvorgänge unter eine elektrische Theorie der Lebenserscheinungen eine noch weitere Umformung des Reizbegriffes in mechanistischer Richtung nach sich ziehen.

Zusammenfassung.

Massenimpulse von der Stärke der Schwerkraft und von höherer Intensität rufen bei Haferkoleoptilen eine charakteristische Veränderung des Wachstums hervor. Diese Schwere-

wachstumsreaktion zeigt sich einerseits in einem Wellenförmigwerden des vorher gleichmäßigen Wachstums, anderseits in einer Steigerung der durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit, die später von einer länger andauernden Wachstumshemmung abgelöst zu werden scheint. Nur in bestimmten Fällen setzt sofort eine Hemmung ein. Die anfängliche Wachstumsförderung erstreckt sich über mindestens 4 Stunden. Die stärksten Schwankungen der Zuwachswerte treten in der 1. und 2. Stunde nach der Reizung auf und gehen dann in allmählich sich abflachende Wachstumswellen über. Die Größe der anfänglichen Wachstumsförderung wächst im allgemeinen mit zunehmender Reizmenge.

Sowohl eine kurze Rotation am Klinostaten, wie auch in der Längsachse des Organs angreifende Massenimpulse rufen eine Wachstumsreaktion hervor. Die nach Inversstellung auftretende Wachstumsänderung wird durch Anwendung größerer Schleuderkräfte (bis zu 150 g) nicht entsprechend verstärkt. Dagegen bewirken solche bei längs normaler Angriffsrichtung auch eine, wenn auch verhältnismäßig schwächere, Reaktion.

Die Wirkung der „Längskraft" zeigt sich im allgemeinen in einer Tendenz zur Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit und beim Zusammenwirken mit quer angreifenden Kräften in einer gewissen Abschwächung der Reaktion.

Die Schwerewachstumsreaktion nach Reizung mit einseitig quer zur Organachse einwirkenden Kräften steht in ihren einzelnen Phasen in engster Beziehung zu den Krümmungsbewegungen der Koleoptilenspitze. Die einzelnen Erhebungen der Wachstumskurve fallen mit den Phasen der Krümmung und Rückkrümmung zusammen, die Maxima der Zuwachsgrößen koinzidieren mit denjenigen der seitlichen Bewegung. Die Krümmungsbewegungen sind von kürzeren Perioden rein vertikalen Zuwachses unterbrochen, denen ein Minimum der Wachstumskurve entspricht. Die primäre Krümmungsbewegung verläuft rascher und ist von einer stärkeren Wachstumsbeschleunigung begleitet als die Rückkrümmung. Mit dem Er-

löschen der seitlichen Bewegung haben in der Regel die starken Wachstumsschwankungen ihr Ende erreicht.

Die Krümmung entsteht somit offenbar aus dem Zusammenwirken der zwei Komponenten der Schwerewachstumsreaktion, indem die Differenz der Wachstumsänderung an den beiden Flanken verstärkt wird durch Differenzen in der Phase der beiden Wachstumswellen.

Verschiedene Unterschiede im Verlauf der Geowachstumsreaktion nach verschiedenartiger Reizung lassen sich aus der Annahme erklären, daß sie sich aus den mehr oder minder unabhängigen Reaktionen der einzelnen Längsstreifen des Organs zusammensetzt. Da diese Einzelreaktionen bei längs (normal oder invers) angreifenden Kräften nicht tropistischer Natur sein können, so ist damit die Unabhängigkeit der Schwerewachstumsreaktion von tropistischen Einwirkungen erwiesen. Die Blauuwsche Auffassung der Wachstumsreaktion als des primären Vorgangs, der erst sekundär die tropistische Krümmung nach sich zieht, läßt sich ungezwungen auf den Geotropismus übertragen. Der Verlauf der Schwerewachstumsreaktion zeigt eine weitgehende Ähnlichkeit mit demjenigen der Lichtwachstumsreaktion bei Avena. Für die Entstehung der ungleichseitigen Wachstumsreaktion aber läßt sich im Rahmen von Blaauw's Theorie keine Erklärung geben.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im botanischen Laboratorium der Universität Utrecht ausgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Professor Went, der mich auf die behandelte Frage aufmerksam machte, nochmals meinen herzlichen Dank aussprechen für das große Entgegenkommen, womit er mir die Hilfsmittel seines Instituts zur Verfügung stellte, und für sein reges Interesse an dieser Arbeit. Ebenso bin ich Herrn Professor Cohen und Fräulein Dr. Stoppel für ihre Winke hinsichtlich physikalisch-chemischer Literatur zu Dank verpflichtet.

Literatur.

Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. **12**, 1915.

Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **44**, 1907.

Bechhold, H., Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden 1920.

Bernstein, J., Elektrobiologie. Braunschweig 1912.

Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. bot. néerl. **5**, 1909.

— Licht und Wachstum 1. Zeitschrift f. Bot. **6**, 1914.

— Licht und Wachstum 2. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1915.

— Licht und Wachstum 3. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, Deel **15**. 1, 1918.

Bose, J. C., Plant response as a means of physiological investigation. London 1906.

— Researches on Growth of Plants. Nature **105**, 1920.

Bose, J. C. and Das, G., Researches on Growth and Movement in Plants. Proc. Roy. Soc. London **90**, Ser. B, 1917.

Bredig, G., Elektrochemie und ihre Beziehungen zur Medizin. Zeitschr. f. Ärztl. Fortbildung **5/6**, 1908/09.

Bremekamp, C. E. B., On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in plants. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam **17**, 1915.

— Theorie des Phototropismus. Rec. trav. bot. néerl. **15**, 1918.

Buder, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **58**, 1919.

Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **5**, 1913.

Eichwald, E. und Fodor, A., Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. Berlin 1919.

Elfving, F., Beitrag zur Kenntnis der Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen. Sep. a. Act. Societ. Scient. Fennic. **12**, 1880.

Freundlich, H., Kapillarchemie. Leipzig 1909.

Fröhlich, F. W., Über die rhythmische Natur der Lebensvorgänge. Sammelreferat. Zeitschrift f. allg. Physiol. **13**, 1912.

Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit, Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1., **117** und **118**, 1908 und 1909.

Giesenhagen, K., Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **19**, 1901.

Giltay, E., Einige Betrachtungen und Versuche über Grundfragen beim Geotropismus der Wurzel. Zeitschr. f. Bot. **2**, 1910.

Grafe, V., Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. Wien, 1920.

v. Guttenberg, H., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. **45**, 1908.

Hering, G., Untersuchungen über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot. **40**, 1904.

Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914.

Lundegårdh, H., Über Beziehungen zwischen Reizgröße und Reaktion bei der geotropischen Bewegung und über den Autotropismus. Bot. Notiser 1918.

— Die Bedeutung der Lichtrichtung für den Phototropismus. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **37**, 1919.

— Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion und dem Phototropismus. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **39**, 1921.

Luxburg, Graf H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. **41**, 1905.

Maillefer, A., Etude sur le Géotropisme. Bull. Soc. vaud. sciences nat. **45**, 1909.

— Etude sur la Réaktion géotropique. Bull. Soc.vaud. sciences nat. **46**, 1910.

Nathansohn, A., Die physiologische Verbrennung als elektrolytischer Oxydationsprozeß. Die Naturwissenschaften **7**, 1919, S. 909.

Noll, F., Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen der Pflanzen zugrunde liegen. Arb. Bot. Inst. Würzburg **3**, 1888.

— Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904.

Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot. **40**, 1904.

Polowzow, W., Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen. Jena 1909.

Raciborski, M., Morphogenetische Versuche. Flora **87**, 1900.

Richter, J., Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora **78** A, 1894.

Riss, M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. **53**, 1914.

Rutgers, A. A. L., The influence of temperature on the geotropic presentation-time. Rec. trav. bot. néerl. **9**, 1912.

Rutten-Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl. **7**, 1910.

Sachs, I., Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Ges. Abhandl. **2**, 1873.

van de Sande Bakhuyzen, H. L., Analyse der fototropische stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.
Schley, E. O., Geo-Presentation and Geo-Reaction. Bot. Gaz. **70**, 1920.
Schwarz, F., Der Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen. **1**, 1881.
Sierp, H., Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **10**, 1918.
— Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von Avena sativa. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **37**, 1919.
— Untersuchungen über die große Wachstumsperiode. Biol. Centralbl. **40**, 1920.
— Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei der Koleoptile von Avena sativa und ihr Zusammenhang mit den phototropischen Krümmungen. Zeitschr. f. Bot. **13**, 1921.
Small, J., Geotropism and the Weber-Fechner Law. Annals of Bot. **31**, 1917.
— Changes of Electrical Conductivity under Geotropic Stimulation. Proc. Royal Soc. London, Ser. B. **40**, 1918.
— A Theory of Geotropism. The New Phytologist **19**, 1920.
Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 1915.
Stålfelt, M. G., Über die Schwankungen in der Zellteilungsfrequenz bei den Wurzeln von Pisum sativum. Svensk Bot. Tidskrift. **13**, 1919.
Stoppel, R., Die Pflanze in ihrer Beziehung zur atmosphärischen Elektrizität. Zeitschr. f. Bot. **12**, 1920.
Talma, E. G. C., The Relation between Temperature and Growth iu the Roots of Lepidium Sativum. Rec. trav. bot. néerl. **15**, 1918.

Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. **48**, 1910.

— Untersuchungen über die geotropische Reaktionszeit und über die Anwendung variationsstatistischer Methoden in der Reizphysiologie. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. **51**, 1915.

Vöchting, H., Über Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Bot. Zeitg. **38**, 1880.

Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1915.

Zollikofer, C., Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Beitr. z. allg. Bot. **1**, 1918.

— Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von Avena sativa. Zittingsversl. Kon. Akad. Wetenschappen Amsterdam. Deel **29**, 1920.

Inhalt.